Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (Salamandra atra Laur.).

Von

Dr. med. **Hans Wunderer** in Lienz (Tirol).

Mit 2 Abbildungen im Text.

Seit dem Jahre 1903 war ich bemüht, die Entwicklungsgeschichte des Alpensalamanders (*Salamandra atra* Laur.) zu erforschen. Trotz zahlreicher, oft recht erfolgreicher Exkursionen war ich erst im verflossenen Jahre zu einem Abschlusse der Vorarbeiten gekommen. Das Sammeln eines ausreichenden Embryonenmaterials dieses eigenartigen Urodels war eine schwierige technische Arbeit. Einmal ist der zwar stellenweise häufige schwarze Salamander nur in verhältnismäßig wenigen und meistenteils höher gelegenen Orten zu finden; dann ist er nur während warmen Regens oder nach demselben in größerer Anzahl außerhalb seiner Schlupfwinkel anzutreffen; bei kühlem Regenwetter oder bei Wind erscheint er nicht; gerade diese Eigentümlichkeit des Tieres habe ich oft unangenehm empfunden, wenn ich nach mehrstündigem nächtlichem Marsche bei Morgengrauen an von Alpensalamandern reichbevölkerten Orten die „Regenmannln", wie sie in der Umgebung von Lienz heißen, außerhalb ihrer Schlupfwinkel nicht auffinden konnte; manchmal entschädigt einen aber doch das eine oder andere trächtige Weibchen, das man unter Steinen oder Holz- und Rindenstücken hervorholt. Der schlimmste Übelstand aber war, daß über die Fortpflanzungszeit und Trächtigkeitsdauer des schwarzen Salamanders nichts Verläß-

liches bekannt war, so daß ich notgedrungen mir zuerst über diese biologischen Fragen Klarheit verschaffen mußte, um rationell und planmäßig das Embryonenmaterial sammeln zu können. Meine Bemühungen waren so erfolgreich, daß ich nicht nur in diesen biologischen Fragen zu greifbaren Resultaten kam, sondern auch das für eingehende embryologische Untersuchungen nötige Material sammeln konnte. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über biologische Fragen finden in vorliegender Abhandlung ihren Platz, während die Ergebnisse der morphologischen Untersuchungen später zur Veröffentlichung gelangen.

In vorliegender Arbeit kommen hauptsächlich folgende, die Entwicklungsfrage des Alpensalamanders betreffende Punkte zur Sprache:

1. Die Fortpflanzungszeit und die Trächtigkeitsdauer.
2. Anomalien der Fortpflanzung.
3. Das Embryonalei und die Embryotropheier.
4. Die phylogenetische Stellung des Alpensalamanders.

Einzelheiten, welche nur zur Erläuterung der erwähnten Punkte dienen oder andere Fragen betreffen, werden, soweit sie in die Hauptabschnitte nicht eingeflochten sind, als Anmerkungen und Noten im Anhange mitgeteilt. Die eckig eingeklammerten Zahlen des Textes verweisen auf die betreffende Note.

Es gliedert sich somit vorliegende Arbeit in zwei Hauptabschnitte; dem geschichtlichen I. Hauptabschnitte folgt der II. Hauptabschnitt, welcher die eignen Untersuchungen und kritischen Bemerkungen in obigen Fragen enthält; diesem ist dann der Anhang, eine Zusammenfassung der gewonnenen Resultate und das Literaturverzeichnis angefügt.

Bei Beschaffung des nötigen Untersuchungsmaterials kam mir hauptsächlich der Umstand zugute, daß ich von meinem jetzigen Aufenthaltsorte (Lienz in Tirol) aus Gelegenheit hatte, den Alpensalamander in seinen Standorten fortgesetzt zu beobachten. Von Herrn Hermann v. Erlach, mag. pharm. und stud. phil. aus Lienz, hatte ich nämlich erfahren, daß in der sogenannten Galitzenklamm sich reichlich schwarze Salamander finden; diese Mitteilung, für die ich dem genannten Herrn meinen wärmsten Dank ausspreche, fand ich in reichem Maße bestätigt. Allein und vielfach auch im Vereine mit meinem Bruder habe ich dort und andernorts reichlich Material [1] gesammelt. Meinem Bruder Wilhelm Wunderer, stud. med., sage ich für seine Bemühungen ebenfalls meinen besten Dank.

I. Geschichtlicher Überblick.

Seit dem Erscheinen der Arbeiten, welche v. SCHREIBERS (1819 1833) veröffentlichte, ist es bekannt, daß *Salamandra atra* abweichend von *Salamandra maculosa* nur 2 lebende Junge zur Welt bringt, obwohl angeblich annähernd dieselbe Zahl von Eiern in die Eileiter treten. Die 2 bevorzugten Eier (Embryonaleier nach CZERMAK), je 1 in jedem Uterus, einer Erweiterung des Oviducts, entwickeln sich anfänglich innerhalb einer Gallerthülle, wie sie bei andern Urodelen sich findet (SCHWALBE's 1. Embryonalstadium); nach Sprengung der Gallerthülle nährt sich der Embryo hauptsächlich durch Verschlucken der rahmartigen Masse, die durch Konfluation aller übrigen in den Oviduct gelangten Eier (Embryotropheier nach CZERMAK) entstanden ist (SCHWALBE's 2. Entwicklungsstadium). Ist der Dotter vollkommen aufgezehrt, verbleibt der Embryo noch bis zur Vollendung seines Larvenlebens im Uterus und findet dort jedenfalls teils vermittels der Kiemen aus dem flüssigen Uterusinhalte und der Uteruswand, teils vermittels des Darmes aus dem im Darme aufgestapelten, verschluckten Dottermaterial seine Nahrung (SCHWALBE's 3. Entwicklungsstadium). Gegen Ende dieser Entwicklungsepoche verliert die Larve die Kiemen und wird dann als bereits fertiger, etwa 50 mm langer Erdsalamander geboren.

1. Die Fortpflanzungszeit und die Trächtigkeitsdauer.

Über die Trächtigkeitsdauer finde ich in der Literatur folgende Angaben vor:

Nach v. SCHREIBERS (1833) ist die Dauer der Trächtigkeit bei *Salamandra atra* „ungleich länger oder beinahe noch einmal so lang" wie bei *Salamandra maculosa*, da die Jungen so lange im Mutterleibe verbleiben, bis sie ihre ganze Metamorphose vollendet haben, ferner weil die Stadien der Entwicklung des Eies und des Embryos in den Eiergängen dieselben sind wie die des gefleckten Salamanders, und deren Entwicklungsdauer „wohl ebensolange währe" (p. 534). *Salamandra maculosa* gebiert nach diesem Autor „wie es scheint mehrmals im Jahre vom May bis September" (p. 529). Es würde nach diesen Angaben also eine Trächtigkeitsperiode wohl weniger als 1 Jahr dauern.

CZERMAK (1843, p. 8) berichtet, „daß jedes Salamanderweibchen jährlich wenigstens zwei Trachten zu vollenden im Stande sey, und

daß die zweite Tracht in vielen Fällen ohne neuerdings erfolgte Begattung vor sich gehen könne.“ [10] Zu diesem Schlusse wurde der Autor einerseits durch direkte Beobachtungen, welche nicht weiter erörtert sind, andrerseits dadurch bestimmt, daß noch während des Forschreitens der Entwicklung des Embryos im Uterus neuerdings eine bestimmte Anzahl von Ovarialeiern zu wachsen beginne und sich zu einer neuen Einsaat [2] verbreite, „die wohl kurz nach der Geburt des entwickelten Thieres erfolgen mag“. Außer Zweifel aber werde letztere Behauptung dadurch gesetzt, daß mehrere Weibchen, nachdem sie im Monat Mai geboren hatten, vollkommen abgeschlossen wurden und abermals im Verlaufe des Sommers Embryonen in verschiedenen Entwicklungsstadien in sich trugen.

v. Siebold (1858) schließt sich den Angaben Czermak's, daß Weibchen von *Salamandra atra* jährlich wenigstens zweimal trächtig sein können, vollkommen an. Auch sagt er, „daß sich der Geburtsakt von nur zwei Jungen bei *Salamandra atra* während eines Jahres wahrscheinlich mehrmals wiederholt“ und daß in dem langen Zeitraum von 12 Monaten „mehrmals hinter einander in jedem Ovarium die beträchtliche Summe von je 50 bis 60 Eiern zur Reife“ (p. 466) kommt. Einzig dürfte v. Siebold mit seiner Angabe dastehen, daß „den Winter über eine zweite Trächtigkeit“ (p. 474) stattfinden könne.

Nach v. Chauvin (1877) gebiert das Weibchen des Alpensalamanders „im Laufe des Jahres, zur warmen Zeit, mehrere Male, wahrscheinlich 2—3 Mal“ (p. 327).

Wiedersheim (1890, p. 470) erwähnt, daß „der Eintritt der . . . Eier in den Oviduct . . . mehrmals vom Frühjahr bis tief in den Sommer hinein“ erfolge, eine Copulation aber nur einmal und zwar im Frühjahre stattfinde.

Schwalbe (1896, p. 343) scheint sich den Angaben Czermak's und v. Siebold's bezüglich der Trächtigkeitsdauer anzuschließen, ohne bestimmt seine Ansicht hierüber auszusprechen; denn er hält den von v. Siebold bei *Salamandra atra*, *maculosa* und *Triton* gemachten Befund, welcher die von lebhaft sich bewegenden Spermatozoen strotzenden Receptacula seminis betrifft, für geeignet, die während eines Jahres wenigstens zweimal stattfindende Trächtigkeit des Alpensalamanders ohne neuerlich erfolgte Begattung zu erklären.

Kammerer (1903, p. 84) glaubt, „daß *Salamandra atra* nur in der Montan- und untern Alpinregion zweimal, in der höhern Alpin- und in der Schneeregion . . . unbedingt nur einmal gebären dürfte“. Er stützt

diese Ansicht damit, daß „unter naturgemäßen Bedingungen gefangen gehaltene Alpensalamander beweisen, daß das Weibchen zwei Trächtigkeitsperioden im Jahre" vollendet. „Es ist kaum denkbar, daß deren in der noch kürzeren, im Freileben verfügbaren Zeit mehr ... zu Stande kommen."

Wenn ich nun die vorliegenden, die Trächtigkeitsdauer betreffenden Angaben zusammenfasse, so ist hervorzuheben, daß während eines Jahres als oberste Grenze für ein einzelnes Weibchen von *Salamandra atra* eine zwei- bis dreimalige Wiederholung des Entwicklungszyklus [3], als unterste Grenze in der Montan- und untern Alpinregion ein einmaliges Durchlaufen dieses Zyklus angenommen wurde. Für die obere Alpin- und Schneeregion läßt sich die unterste Grenze nicht feststellen, da für diese Region nur ein „einmaliges Gebären" behauptet wurde, somit der Alpensalamander den Zyklus innerhalb eines Jahres oder — wie ich es eher auslegen möchte — innerhalb zweier Halbjahre durchlaufen würde. Erst in diesem Falle wäre der Entwicklungszyklus von *Salamandra atra* analog dem von *Salamandra maculosa*, der in gemäßigten Regionen in der Regel anfangs Juli trächtig wird und im Mai des nächst folgenden Jahres die junge Brut (allerdings als noch nicht fertige Erdsalamander) zur Welt bringt.

In innigster Beziehung zur Frage über die Trächtigkeitsdauer steht die über die Fortpflanzungszeit. Für jene Autoren, welche eine mehrmalige Wiederholung des Entwicklungszyklus innerhalb eines Jahres annehmen, ist es selbstverständlich, daß der Alpensalamander im Gegensatz zu andern Batrachiern an eine Fortpflanzungszeit nicht gebunden ist, sondern sich diese zwanglos über die wärmere Jahreszeit ausdehnt. Eine bestimmte Fortpflanzungszeit könnte nach den bestehenden Angaben nur in jenem Falle in Frage kommen, in welchem ein Weibchen jährlich eine Trächtigkeitsperiode vollendet. Allein Kammerer (1903), der den Salamander in der höhern Alpin- und untern Schneeregion nur eine Trächtigkeitsperiode im Jahre vollenden läßt, stellt eine bestimmte Fortpflanzungszeit deshalb in Abrede, weil „das Vorkommen von geburtsreifen Embryonen im Uterus an keine bestimmte Jahreszeit gebunden ist" (p. 84). Es besteht somit in dieser Frage unter den Autoren vollkommene Einstimmigkeit.

2. Anomalien der Fortpflanzung.

Vom normalen Befund, daß sich sowohl die beiden Ovarien als auch beide Uteri samt deren Inhalt auf annähernd gleicher Entwicklungsstufe finden, sind mannigfache Abweichungen bekannt geworden.

So berichtet zuerst v. Schreibers (1833), daß zwar die Jungen eines Weibchens gewöhnlich auf gleicher Entwicklungsstufe sind; es komme aber auch vor, daß das eine nahezu geburtsreif ist („pullus"), während das andere noch lange Kiemen besitzt („gyrinus"). v. Schreibers erklärt sich diese Anomalie dadurch, daß er annimmt, ein ursprünglich vorgereiftes Ei sterbe durch irgendeine Ursache ab oder werde an der Entwicklung verhindert, an seiner Statt aber komme später ein anderes Ei zur Entwicklung. Auch fand er in einem Eiergange 2, auch 3 in verschiedenem Grade entwickelte Eier, während „alle übrigen bereits mehr oder weniger verdrückt und verunstaltet oder zum Theil schon zusammengeflossen waren" (p. 531).

Czermak (1843) fand „ein einziges Mal zwei halbentwickte Embryonen im rechten Uterus, wovon der eine sehr verkümmert und todt war" (p. 3, Anm.). Ferner berichtet er von einem einzelnen Fall, „daß in einem Uterus ein beinahe vollkommen entwickelter Embryo enthalten war, während der andere einen kaum der Hülle entschlüpften trug" (p. 9). Wenn ich Czermak recht verstehe, führt er diese Anomalie darauf zurück, daß durch vorzeitige Geburt des Embryos der einen Seite das Ovarium derselben Seite seine Tätigkeit wieder aufgenommen habe und es zu einer Ablösung von Eiern gekommen sei zu einer Zeit, als im andern Uterus die Geburt des Embryos noch nicht stattgefunden hat.

Auch v. Siebold (1858, p. 469) fand in einem Uterus „neben einem erwachsenen Embryo einen ganz mißgestalteten Embryo", der sich aus einem „unvollkommen befruchteten Ei" entwickelt habe.

Nach Fatio (1872) entwickeln sich zuweilen in einem Uterus 2 Embryonen bis zu einer Größe von 12—16 mm, worauf dann der eine zugrunde geht.

Schreiber (1875, p. 74) vermerkt: „Nur ausnahmsweise kommt es vor, daß zwischen der Geburt der beiden Embryonen ein längerer oder kürzerer Zwischenraum verfließt, was wahrscheinlich davon herrühren dürfte, daß von den bereits in der Entwicklung begriffenen Eiern eines abstarb und dann das nächst folgende an seine

Stelle rückte, wodurch dann dessen Ausbildung gegenüber dem andern wahrscheinlich verspätet wurde."

Wiedersheim (1890) traf in einem Falle 3, in einem zweiten sogar 4 Embryonen, je 2 auf jeder Seite, an.

Schwalbe (1896) führt 4 Anomalien an: 1. Im linken Uterus normaler Befund mit einem Hauptembryo von 33 mm Länge, rechts nur ein 9 mm langer mißgebildeter Embryo ohne Kiemen in einer von Dotterbrei strotzenden Uterinanschwellung. 2. Beiderseits neben einem wohl ausgebildeten Hauptembryo ein mißgestalteter Nebenembryo. 3. Links ein nahezu reifer Hauptembryo, rechts im zerflossenen Dotterbrei ein von einer Eihülle umschlossenes, bei makroskopischer Betrachtung unentwickeltes Ei. 4. Rechterseits Uterus leer, linkerseits ein gelber Dotterkörper von 4 mm Durchmesser.

Kammerer (1903) fand (Tabelle B, p. 83) in Weibchen von *Salamandra atra* 3mal je 3 Embryonen und 1mal 4 Embryonen, ferner 2mal 1 und 1mal 2 Nebenembryonen; allerdings ist das Verhältnis der Nebenembryonen zu den Hauptembryonen nicht angegeben. Außerdem gebaren 5 gefangen gehaltene Weibchen zusammen 10mal je 3 Embryonen und 3mal je 4 Embryonen, jedesmal Frühgeburten; solche hatte er an 11 Weibchen zusammen 37mal beobachtet. Kammerer hat also die zuerst von Wiedersheim beobachtete Tatsache vom gelegentlichen Vorhandensein mehrerer lebender, normaler Embryonen bei 1 Weibchen (höchstens 2 in einem Uterus) in 17 Fällen bestätigt.

3. Das Embryonalei und die Embryotropheier.

v. Schreibers (1833, p. 530) hat die Frage, ob die Eier, welche später dem Embryo zur Nahrung dienen, befruchtet werden oder unbefruchtet bleiben, als unentschieden dahingestellt; nach diesem Autor bleiben sie wenigstens unentwickelt.

Czermak (1843, p. 11) hat in der Befruchtungs- und Entwicklungsfrage folgende Möglichkeiten in Erwägung gezogen:

1. Daß die Lagerung des Fruchteies am Cloakenende des Eileiters der Entwicklung des Embryonaleies etwa durch leichten Zutritt der atmosphärischen Luft günstiger sein könne. Der Autor selbst stellt dieser Theorie die Einwände entgegen, daß vor dem Embryonalei oft noch mehrere Embryotropheier liegen, dann, daß die Öffnung des Uterus während der ganzen Trächtigkeitsdauer fest und vollkommen verschlossen ist, endlich, daß die Fortleitung des

Eies gegen die Cloake hin ihren Grund in der Veränderung des Eies selbst haben müßte, z. B. in differenter spezifischer Schwere.

2. Daß nur ein Ei befruchtet werde. Die Schwierigkeiten gegen diese Erklärungsweise seien, daß sich gerade diese Tiere durch eine ungeheure Samenproduktion auszeichnen. Die Annahme, daß den Tierchen etwa die Wahl eines Eies frei stehe, streite gegen alle Erfahrung, während die Annahme, daß das Ei eine besondere Anziehungskraft zur Spermamasse habe, eine materielle Veränderung voraussetzen würde.

3. Daß dem Embryonalei doch eine bisher unbekannte Eigenschaft in bezug auf seine feinste Struktur zukomme; diese Annahme sei wohl die wahrscheinlichste und könne mit der Zeit nur bestätigt werden.

v. Siebold (1858) meint, daß durch die enge Umschnürung der Eier durch den Uterus die in diesen eindringenden Spermatozoen nur zu dem untersten gelangen könnten, so daß dieses allein befruchtet werde, die übrigen mithin unbefruchtet bleiben.

Nach Fatio (1872, p. 505) werden 3—4 Eier befruchtet, welche bis auf eines später zugrunde gehen; die übrigen Eier bleiben unbefruchtet.

Schwalbe (1896) ist im Gegensatz zu den anderen Autoren zur Anschauung gelangt, „daß alle in den Oviduct gelangenden Eier der *Salamandra atra* befruchtet werden und zwar im cranialen Ende des Oviduct, daß aber alle bis auf eins früher oder später in der Entwicklung zurückbleiben, um entweder frühzeitig zu zerfallen oder es noch zur Bildung kleiner Nebenembryonen zu bringen“ (p. 380). Dieser Autor stützt seine Ansicht nicht mit Beobachtungen an Alpensalamandern, die das 1. Stadium betreffen; denn diese hat er nie zu Gesicht bekommen. Maßgebend für ihn war die Angabe Czermak's dieses Stadium betreffend, daß nämlich ursprünglich alle Eier einer Ovulationsperiode sich gleich verhalten und eine Hülle besitzen und daß erst später die im vordern Teile des Uterus befindlichen Eichen samt ihrer eiweißartigen Hülle einen Schmelzungsprozeß eingehen, der sich nach und nach auf alle Eichen, mit Ausnahme eines einzigen, am meisten nach rückwärts gegen das Cloakenende hin liegenden erstreckt. Die Beobachtungen Schwalbe's über den Alpensalamander betreffen nur das 2. und 3. Stadium. Von diesen hebt er das Vorhandensein von Zellkernen, welche in der Dottermasse gelegen sind, von Wiedersheim aber auf Kerne roter Blutkörperchen bezogen werden, als maßgebend für die Ansicht hervor, daß auch die Em-

bryotropheier nicht nur befruchtet worden sind, sondern sich sogar bis zu einer gewissen Stufe weiter entwickelt haben. Ausschlaggebend scheint für ihn die schon von Czermak festgestellte Tatsache gewesen zu sein, daß sich neben dem Hauptembryo hin und wieder ein Nebenembryo findet, also tatsächlich wenigstens 2 Eichen befruchtet worden sind. Diese Tatsache wird nun in eine Parallele mit dem Vorkommen von Abortivembryonen bei *Salamandra maculosa* gestellt.

Kammerer (1903) scheint die eben ausgeführte Ansicht Schwalbe's als Tatsache hingenommen zu haben; denn p. 5 schreibt er, daß alle in den Eileiter gelangenden Eier befruchtet werden; auch scheint er seinen „Versuch A" (p. 27) in dieser Annahme gemacht zu haben [4].

Die „Nebenembryonen" Schwalbe's nennt Kammerer „Abortivembryonen"; unter den in der Entwicklung zurückgebliebenen und frühzeitig zerfallenden Eiern unterscheidet er solche, welche etwas länger erhalten bleiben; er nennt diese „Abortiveier" (s. Abschn. I, 4).

4. Die phylogenetische Stellung des Alpensalamanders.

Bezüglich der phylogenetischen Stellung von *Salamandra atra* und *maculosa* bestehen in der Literatur zwei eigentlich wenig differente Anschauungen.

Schwalbe (1896) leitet den Alpensalamander direkt von *Salamandra maculosa* ab, indem er ihn als eine „specifisch fixierte Kümmerform" desselben bezeichnet.

Kammerer (1903) tritt wenigstens an einigen Stellen seiner Arbeit für eine dichotomische Abzweigung ein, daß also beide eine gemeinsame Urform besitzen, die nach Kammerer lebend gebärend nach Art von *Salamandra maculosa* war. Mitunter vertritt dieser Autor allerdings ganz den Schwalbe'schen Standpunkt, indem er von *Salamandra maculosa* als der „hypothetischen Stammart" spricht; auch sagt er: „Daß *Salamandra atra* die höher differenzierte, phylogenetisch jüngere Species ist, darüber kann kein Zweifel bestehen; *Salamandra maculosa* stünde somit der Stammart näher, falls sie nicht selbst die Stammart darstellt, von welcher die *atra* direkt abzuleiten wäre" (p. 97).

Eine wichtige Rolle spielt bei beiden Autoren die Annahme, daß bei *Salamandra atra* alle Eier befruchtet werden; es komme aber zur Bildung dreier Entwicklungsformen: 1. zur Bildung eines, in seltnen Fällen zweier Hauptembryonen; 2. zur Bildung eines oder mehrerer Nebenembryonen, d. s. mißgestaltete Embryonen. 3. Der

größere Rest der Eier bringt es bis zu einer verhältnismäßig niedern Stufe der Entwicklung. Kammerer unterscheidet unter letzern sogar neben den angeblich einige Furchungen durchmachenden, früh in Dotterbrei zerfallenden Eiern Abortiveier, die länger erhalten bleiben und in ihrer Entwicklung einige Furchungen mehr durchmachen. Die Unterschiede in der Fortpflanzung seien somit keine prinzipiellen, sondern nur graduelle.

Nach Kammerer spräche zugunsten der nahen Verwandtschaft beider Species das Vorhandensein annähernd der gleichen Zahl der Ovarialeier und bei *Salamanda atra* der Besitz mächtig entwickelter Kiemen, der ja „laut des biogenetischen Grundgesetzes darauf hindeutet, daß diese Organe in einer früheren Zeitepoche demselben Zwecke gedient haben, wie noch heutigen Tags die der Maculosa-Larven, nämlich der Wasserathmung“ (p. 25). Weitere Belege für seine Ansicht glaubt Kammerer in der Tatsache zu finden, daß das Volumsverhältnis zwischen geburtsreifen Embryonen [5] und der Mutter bei beiden Species mit der vertikalen Höhe steigt, während die Zahl der Embryonen bei *Salamandra maculosa* abnimmt; bei *Salamandra atra* wäre ein Parallelismus hierzu in der Tatsache gegeben, daß Weibchen mit mehr als einem Embryo in einem Uterus nur aus nieder gelegenen Fundstellen bekannt sind. Die natürliche Folge dieser Vergrößerung des Volumsverhältnisses ist selbstverständlich, daß der geburtsreife Embryo mit zunehmender vertikalen Höhe an Größe zunimmt; Kammerer hebt dies für *Salamandra atra* zwar nicht besonders hervor. Eine große Bedeutung legt dieser Autor der von ihm festgestellten Tatsache bei, daß bei *Salamandra maculosa* mit Zunahme der vertikalen Höhe des Verbreitungsgebietes die Abortivgebilde, das sind befruchtete, aber auf einer niedern Stufe der Entwicklung stehen gebliebene Eier, zunehmen und zum Teil sogar zerfallen und dem Embryo als Nahrung dienen; so finde „in Gebieten, wo *Salamandra maculosa* und *atra* einander berühren, ein förmlicher Übergang zwischen den Fortpflanzungsformen beider Arten statt“ (p. 90). Das gelegentliche Vorkommen zweier Embryonen in einem Uterus bei *Salamandra atra* spreche für eine atavistische Annäherung an *Salamandra maculosa*.

Als ein in dieser Frage unter Umständen vielleicht wichtiges Ergebnis der Versuche Kammerer's sei hervorgehoben, daß sich die Möglichkeit ergab, im Wasser ganz junge Embryonen, die sich noch in der Hülle befunden haben, zur Weiterentwicklung zu bringen und ältere Embryonen (des 2. und 3. Stadiums) der Metamorphose zuzuführen.

Umgekehrt ließen sich die Weibchen von *Salamandra maculosa* durch Wasserentziehung zwingen, ihre Jungen am Trockenen zu gebären; es wurden hierbei bei zweckmäßiger Anordnung des Versuches von jedem Weibchen größere, bereits metamorphosierte Landsalamander, aber in geringerer Anzahl, zur Welt gebracht.

II. Eigne Untersuchungen.

Meine Beobachtungen, die an einem sehr ausgiebigen Material des Alpensalamanders [1] angestellt sind, umfassen alle einzelnen Phasen des Entwicklungszyklus [3].

Betreffs der Ablösung der Eier vom Ovarium und deren Eintritt in den Oviduct beobachtete ich als jüngsten Zustand das Vorhandensein von 2 Eiern im caudalen Abschnitte des Oviducts, während mehrere Eier in der Bauchhöhle vorhanden waren; der größte Teil derselben aber befand sich noch in den Ovarien. Zu dieser Zeit war das (ungefurchte) Embryonalei schon als solches durch seine starke, nicht eng anschließende Gallerthülle gekennzeichnet, während das Embryotrophei eine viel zartere Hülle besaß.

Als nächst ältere Phase fand ich zu wiederholten malen den ganzen Eischlauch von reihenweise gestellten Eiern erfüllt; er zeigte noch keine Gliederung in Uterus und Eileiter, sondern besaß in seinem ganzen geschlängelten Verlaufe nur annähernd den Durchmesser hüllenloser Eier. Nur am caudalen Ende war er, der weiten Gallerthülle des Embryonaleies entsprechend, dicker. Einige Eier waren noch in der Bauchhöhle gelegen; vom Ovarium waren entweder bereits alle Eier abgelöst, oder es waren deren nur sehr wenige in seinem Verbande. Einzelne Eier in der Bauchhöhle werden gelegentlich noch bei spätern Entwicklungsstadien angetroffen. Das Embryonalei, das ich in 2 Eischläuchen im Zweier- und in 2 andern im Viererstadium angetroffen hatte, unterschied sich von den Embryotropheiern auffallend nicht bloß durch die starke Gallerthülle, sondern auch durch einen nunmehr sehr weiten, zwischen Hülle und Ei vorhandenen, von Flüssigkeit erfüllten Hohlraum [8]. Von den Embryotropheiern besaßen einige eine zarte, eng anschließende Gallerthülle, während die übrigen dieser Hülle vollkommen zu entbehren schienen. Diese Eier sind dicht gedrängt, so daß sie sich gegenseitig vielfach abplatten und deformieren.

In der nächsten Phase beginnt der Uterus dadurch kenntlich zu werden, daß die ursprünglich reihenweise hintereinander gelegenen Eier, offenbar durch Muskelkontraktionen, gegen den

caudalen Teil des Oviducts vorrücken, so nunmehr zu mehreren nebeneinander zu liegen kommen und diesen ausweiten. Es stellt nun der Oviduct ein größeres oder kleineres, caudalwärts zugespitztes und cranialwärts abgestumpftes Säckchen dar, das zahlreiche Eier enthält und sich in einen Schlauch fortsetzt, dessen Inhalt aus reihenweise gestellten Eiern besteht. In zwei derartigen, noch nicht vollkommen ausgebildeten Uteri beobachtete ich Zweierstadien, in einem ein vorgeschrittenes Furchungsstadium. Erst nach Eintritt sämtlicher Eier zeigt der vollkommen ausgeweitete Uterus das bekannte Bild des Eisäckchens. Mitunter trifft man einen vollkommen ausgebildeten Uterus neben einem nur zur Hälfte ausgeweiteten an, wie auch ein mit reihenweise gestellten Eiern erfüllter Eischlauch neben einem unvollkommen ausgebildeten Uterus auftreten kann. Im ausgebildeten Uterus fand ich als jüngste Stadien Eier in vorgeschrittener Furchung vor.

Es besteht somit zwischen den Entwicklungsphasen des Oviducts und dem Entwicklungszustande der Embryonaleier nur insoweit eine Gesetzmäßigkeit, als jüngere Furchungsstadien schwerlich in einem vollkommen ausgeweiteten Uterus anzutreffen sind.

Die Frage, mit welcher Berechtigung das Eisäckchen als Uterus bezeichnet werden kann, will ich mangels genügender Beobachtungen nicht näher berühren, sondern ich hebe nur hervor, daß für eine sachgemäße Beurteilung, neben eingehenden Untersuchungen am Alpensalamander, solche bei *Salamandra maculosa* und etwa *Triton* wünschenswert wären, um womöglich über die Homologie der einzelnen Teile des Oviducts klar zu werden. Ich nenne Oviduct den ganzen Eiergang bis zur Einmüdung in die Cloake. Der unterste Teil desselben, dessen obere Partie in den Uterus einbezogen zu werden scheint, enthält bekanntlich die Siebold'schen Schläuche; die cranialwärts gelegene Partie des Oviducts, die ich Eischlauch nenne, scheint bis zur Tube einen gleichartigen Bau zu haben und in ihrem untersten Teil bei der Bildung des Uterus in diesen einbezogen zu werden und dessen größten Teil auszumachen; den cranialwärts vom ausgebildeten Uterus gelegenen Schlauch nenne ich Eileiter.

1. Die Fortpflanzungszeit und die Trächtigkeitsdauer.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich an Material angestellt, das im Gebiete des Galitzenbaches bei Lienz in Tirol (in einer Höhe von etwa 900—1200 m) gesammelt wurde. Ich begann bereits Mitte April, das Gebiet abzustreifen. Am 5. Mai fand ich die ersten

Salamander (3 Männchen), am 16., 20., 23. und 28. Mai entnahm ich der Beute Stichproben, welche folgenden Befund ergaben: Es fanden sich neben Weibchen mit leerem Uterus und meistenteils nahezu reifen Ovarialeiern solche, welche Embryonen des 2. und 3. SCHWALBE'schen Entwicklungsstadiums in sich trugen. Junge, in der Hülle befindliche Embryonen wurden nicht gefunden. Da es mir hauptsächlich auf das Einsammeln derartiger junger Embryonen ankam, wurde von der Untersuchung einer großen Anzahl von Salamanderweibchen noch abgesehen. Am 3. Juni, an einem schönen, klaren Morgen, dem eine regnerische Nacht vorausgegangen war, fand ich 428 Salamander innerhalb zweier Stunden; von den 8 als Stichprobe mitgenommenen, an der Bauchseite auffallend gelb gefärbten [1] Salamanderweibchen fanden sich 2 mit je 2 Eiern im jungen Entwicklungsstadium, in einer klaren Gallerthülle eingeschlossen. Von diesem Tage ab wurden alle Weibchen mit gelblicher Bauchseite einer genauern Untersuchung unterzogen. In 13 Exkursionen vom 7. Juni bis 8. Juli wurden 2954 Alpensalamander beiderlei Geschlechts erbeutet. Das Ergebnis der Ausbeute waren etwa 400 Embryonen im 1. SCHWALBE'schen Entwicklungsstadium. Es war interessant zu sehen, wie die Weibchen der ersten Exkursionen nur vorwiegend ganz junge Eier (Furchungsstadien, Blastula, Gastrula) enthielten; in spätern Exkursionen fanden sich neben den nun älter gewordenen Embryonen die jungen Stadien allmählich an Zahl in Abnahme begriffen, so daß ich am 8. Juli relativ sehr wenige, junge Embryonen und von diesen einige abgestorben oder mißgebildet vorfand; ganz junge Eier waren um diese Zeit überhaupt nicht mehr auffindbar. Die Zahl der trächtig werdenden Weibchen nimmt, soweit meine Erfahrungen reichen, in einer durchschnittlichen Höhe von 1000 m von anfangs Juni allmählich zu, erreicht etwa kurz vor Mitte Juni den Höhepunkt, um bis zum Juli allmählich bis nahezu auf den Nullpunkt zu fallen. Daß Weibchen in genannter Höhenlage nach diesem Zeitpunkt höchstens nur ausnahmsweise trächtig werden, geht daraus hervor, daß ich am 16. August unter 8 Weibchen, deren Trächtigkeit im laufenden Jahre begonnen hatte, 7 antraf, deren Embryonen ihre Hülle bereits verlassen hatten, und nur eins, deren Eier noch in der Hülle vorhanden waren; beide Eier aber waren mißgestaltet, vielleicht sogar abgestorben; es konnte somit deren Entwicklungsbeginn auch nicht annähernd festgestellt werden. Es scheint mir von Wichtigkeit zu sein, wenigstens ungefähr die Zeit zu bestimmen, welche vom Entwicklungsbeginn des

Embryos bis zu dessen Verlassen der Hülle verstreicht. Am 15. Juni gab ich einen großen Teil der etwa 120 an diesem Tage erbeuteten Weibchen in ein Terrarium behufs Gewinnung von Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien. Fast täglich wurden einige Weibchen getötet und deren Embryonen konserviert. Zur Zeit des Fanges hatte ich mich überzeugt, daß ganz junge Embryonen (Furchungen selbst im Zweierstadium) sich vorfanden. Die ersten ausgeschlüpften Larven fand ich bereits Ende Juni, die letzten noch in ihrer Hülle befindlichen Embryonen am 8. Juli vor. Es hat also im Terrarium bei sommerlicher Zimmertemperatur der Embryo in etwas mehr als 3 Wochen das 1. Entwicklungsstadium durchlaufen. Die Beobachtungen, welche gleichzeitig an freilebenden Weibchen angestellt wurden, ergaben einen in die Augen springenden Unterschied zwischen den Entwicklungsgang bei freilebenden und im Terrarium gehaltenen Tieren. Viele angestellten Vergleiche brachten mich zum Schlusse, daß in meinem Beobachtungsgebiete die Embryonen freilebender Salamander in etwa der doppelten Zeit das 1. Entwicklungsstadium durchlaufen wie die im Terrarium gehaltnen Weibchen. Selbstverständlich trifft eine langsamere Entwicklungsdauer bei freilebenden Tieren auch im 2. und 3. Stadium zu. Am 6. Juli fand ich im Freien zwar schon Embryonen mit Eigenbewegung vor, die aber noch weit vom Ausschlüpfen entfernt waren. Schätzungsweise würde ich den Beginn des Ausschlüpfens im Freien, den ich nicht beobachten konnte, etwa in die 2. Hälfte des Juli verlegen. Es durchläuft somit der Alpensalamander seine Entwicklung innerhalb der Hülle im Freien in einer Höhenlage von ca. 1000 m in 6—7 Wochen. Was nun das weitere Wachstum der Embryonen des Alpensalamanders betrifft, so war mir folgende Beobachtung für dessen Beurteilung maßgebend. Am 16. August fand ich an dem von meinem Bruder eingesammelten Material die nunmehr ausgeschlüpften Embryonen in einer Größe von 13—20 mm. Die mittlere Größe dieser Embryonen betrug 15 mm [6].

Weitere Beobachtungen waren mir nicht mehr möglich: es hätten überdies Exkursionen wegen des unwirtlichen Wetters meistenteils wenig Aussicht auf Erfolg gehabt; denn Mitte September war in jenen Regionen bereits der Herbst unverkennbar in einer Form eingezogen, daß eine namhafte Weiterentwicklung von dieser Zeit ab als ausgeschlossen betrachtet werden kann. Wenn wir, wie wir es aus meinen Beobachtungen wohl berechtigt sind, das Ausschlüpfen der etwa 9—10 mm langen Larven frühestens auf Mitte Juli an-

setzen, so ergibt sich innerhalb eines Monats ein Wachstum von etwa 10 mm, d. i. von 10 auf 20 mm. Da das Wachstum sowohl von Embryonen als auch von jungen Tieren unter gleichbleibenden Umständen umgekehrt proportional zur Größe der wachsenden Individuums ist, kann man kaum annehmen, daß die am 16. August beobachteten Embryonen von einer mittlern Größe von 15 mm bis zum Aufhören einer namhaften Weiterentwicklung, die jedenfalls spätestens im Oktober stattfindet, in einer der Entwicklung unstreitig ungünstigern Zeit mehr als etwa 24—25 mm erreicht. Diese wohl begründete Annahme findet, wie wir später sehen werden, in den Beobachtungen, welche zu Beginn des Frühjahres an Material des 2. Schwalbe'schen Stadiums gemacht wurden, eine feste Stütze.

Aus meinen Beobachtungen ergeben sich nun 3 wichtige Sätze, die durch später erörterte Beobachtungen noch vielfach gestützt werden und mit den Angaben früherer Autoren vollkommen im Widerspruch stehen:

1. *Salamandra atra* besitzt eine begrenzte Fortpflanzungszeit, die sich bei einer Höhenlage von etwa 1000 m über den ganzen Juni ausdehnt; nach dieser Zeit werden Weibchen in genannter Höhenlage in der Regel nicht mehr trächtig.

2. Die Folge des Besitzes einer beschränkten, ununterbrochenen Fortpflanzungszeit ist, daß das Embryonenmaterial eines Jahrganges bezüglich der Größe der einzelnen Embryonen ein zusammenhängendes Ganze bildet; dies tritt, genügendes Beobachtungsmaterial und gleichbleibende Beobachtungszeit vorausgesetzt, bei einer statistischen Eintragung der diesbezüglichen Daten ins Koordinatensystem deutlich hervor, [6]. In einer solchen Embryonengruppe ergibt sich, der größten Embryonenproduktion in der Mitte der Fortpflanzungszeit entsprechend, ein annähernd mit der mittlern Größe zusammenfallender Kulminationspunkt.

3. Die Embryonen von *Salamandra atra* erreichen innerhalb des 1. Jahres ihrer Entwicklung höchstens die mittlere Größe von 25 mm, finden sich also im Herbste erst etwa in der Mitte des 2. Schwalbe-schen Stadiums.

Zu Beginn des Frühjahres finden sich, wie bemerkt, 2 Gruppen von Embryonen, solche im 2. und solche im 3. Schwalbe'schen Entwicklungsstadium. Namentlich das 2. Stadium habe ich im Laufe des Juni einer genauen Untersuchung unterzogen und gefunden, daß die Embryonen dieses Stadiums eine zusammenhängende Gruppe bilden und in Größe zwischen 18 und 30 mm schwanken; der Kultiminationspunkt liegt etwa bei 24 mm. Die Gruppe ist von

den Embryonen des 3. Stadiums, die in Größe zwischen 40 und 48 mm schwanken und eine mittlere Größe von $42^1/_2$ mm aufweisen, durch einen zwischen 30 und 40 mm gelegenen, vollkommen leeren Zwischenraum getrennt [6].

Es sind somit beide Embryonengruppen die in verschiedenen Jahren erzeugte Brut und zwar die Embryonengruppe mit der mittlern Größe von 24 mm die des letzten, jene mit der mittlern Größe von $42^1/_2$ mm die des vorletzten Jahres. Es erscheint somit die v. Siebold'sche Angabe, daß den Winter über eine 2. Trächtigkeit stattfinden könne, widerlegt. Die Embryonengruppe im 2. Schwalbe'schen Stadium trat bereits in der 2. Hälfte des Juni, zum Teil erst im Juli in das 3. Stadium über und wies am 16. August eine mittlere Größe von $39^1/_2$ mm auf; sie wird erst im Frühling des nächstfolgenden Jahres geboren. Die Embryonen der im Frühjahr im 3. Stadium stehenden Gruppe verlieren sich bereits im Laufe des Juni fast vollständig, dadurch daß sie geboren werden. Der kleinste, bereits geborene Alpensalamander, den ich auffand, maß 46 mm (Galitzenklamm, 16. Aug.).

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich ein abermals mit den Behauptungen sämtlicher früherer Autoren gänzlich im Widerspruch stehender Schluß:

Der Alpensalamander bringt in der Montanregion erst im 3. Jahre der Trächtigkeit seine Jungen zur Welt; er besitzt somit eine zweijährige Trächtigkeitsdauer.

Nun wende ich mich den Beobachtungen zu, die ich an Salamandern der Alpenregion in einer Höhenlage von ungefähr 1600—1800 m gemacht habe. Auf den sog. Pfriemeswiesen bei Innsbruck fand ich in der zweiten Hälfte des Mai zur Zeit der Schneeschmelze in den Uteri etwa 16—18 mm lange Embryonen des 2. und ältere des 3. Schwalbe'schen Entwicklungsstadiums. Es ist also auffallend, daß es die Embryonen im Vorjahre in dieser Höhe viel weniger weit, oft nicht viel über die Größe einer gerade ausgeschlüpften Larve gebracht haben, da ich oft noch Reste der Hülle finden konnte. Die Embryonen des 3. Stadiums hatte ich, da ich damals noch nicht die Tragweite des statistischen Weges, den zuerst Schwalbe empfohlen hat, voraussah, nicht weiter untersucht. In den letzten Tagen des Juni und anfangs Juli fand ich die ersten von einer Hülle umgebenen Eier. Der Beginn der Fortpflanzungszeit erscheint also in der Alpenregion um etwa einen Monat verschoben [9]. Weitere Beobachtungen habe ich

an Material angestellt, welches auf der etwa gleichhoch wie die Pfriemeswiesen gelegenen Klosterfrauenalpe im Iseltal bei Lienz gesammelt worden war. An diesem Material [6] fand ich am 8. August die Embryonen des laufenden Jahres am Übergange des 1. zum 2. SCHWALBE'schen Entwicklungsstadium; die ältern Embryonen des 1. und die jüngsten des 2. Stadiums waren gleich stark vertreten. Die Embryonen des Vorjahres bildeten eine zusammenhängende Gruppe von einer mittlern Größe von 36 mm, die sich namentlich durch ihre Ausbildung auffällig von nahezu gleich zahlreich vorhandenen noch ältern Embryonen unterschied [6]. Es finden sich somit in dieser Höhe noch im Spätsommer wenigstens ein großer Teil der Larven des vorletzten Jahres im Uterus vor, meistenteils in einer Größe, die die Annahme, daß sie noch im selben Jahre zur Welt gebracht werden könne, verbieten. So fand ich z. B. neben einem 53 mm langen Embryo, der keine Kiemen mehr besaß, also zweifellos geburtsreif war, einen offenkundig gleich alten nur 48 mm langen. Letzterer hätte sicherlich nicht mehr im laufenden Jahre zur Welt gebracht werden können, da in jenen Regionen wenige Wochen später der Herbst einzog. Es ergibt sich somit, daß in der Alpenregion wenigstens ein großer Teil der Weibchen die Embryonen erst im 4. Jahre ihrer Entwicklung zur Welt bringt.

Von großem Interesse wären Untersuchungen von Salamanderweibchen aus der Schneeregion (aus einer Höhe 2800—3000 m); denn dort wirken die folgenden Einflüsse, welche schon eine auffallende Verzögerung der Entwicklung in der Alpenregion hervorrufen, mit um so größerer Macht ein:

1. Der Beginn der Fortpflanzungszeit ist in höhern Regionen verspätet [9]. Wenn *Salamandra atra* in einer Höhenlage von ca. 1700 m seine Entwicklung erst Ende Juni oder anfangs Juli beginnt, wird er kaum vor Mitte oder Ende Juli oder gar erst anfangs August in seinen höchsten Standorten bei 2800—3000 m zur Fortpflanzung schreiten können; es erscheint somit nicht unmöglich, daß vor dem Beginn der Winterruhe das Ausschlüpfen der Embryonen zum Teil noch nicht stattgefunden hat, demnach vielleicht zu Beginn des Frühlings noch ein Teil der vorjährigen Embryonen im 1. Entwicklungsstadium gefunden werden könnte.

2. nimmt die Zeit, welche dem Alpensalamander zur Entwicklung zu Gebote steht, mit zunehmender Höhe seines Standortes progressiv ab, weil sowohl der Frühling später beginnt als auch der Herbst früher einzieht.

3. nimmt die Temperatur, welche, wie die Terrariumversuche

gelehrt haben, die Entwicklung begünstigt, mit zunehmender absoluter Höhe ab.

4. endlich scheint der Salamander in den höhern Regionen genötigt zu sein, widerstandsfähigere, also größere Embryonen zur Welt zu bringen. Diese Vermutung stützt sich sowohl auf die eignen Beobachtungen, daß man in höhern Regionen größere geburtsreife Embryonen als in den nieder gelegenen Gebieten im Uterus findet, wie auch auf die Angaben Kammerer's, daß das Volumsverhältnis zwischen geburtsreifen Embryonen und dem Muttertiere mit zunehmender absoluter Höhe sich vergrößert [5]. Es finden sich derartige Verhältnisse auch bei *Salmandra maculosa*; sie dürften da wie dort wohl einzig und allein auf Rechnung der Anpassung an rauhere Klimate, nicht auf Rechnung der Verwandtschaft zu setzen sein. Zahlenmäßig kommt die lange Trächtigkeitsdauer des Alpensalamanders im großen Überwiegen der ältern Embryonen gegenüber der Tracht des laufenden Jahres zum Ausdruck, wenn auch solche statistische Aufzeichnungen erst bei großem Material, welches in derselben Höhe gesammelt worden ist und aus einer bestimmten Zeit verschiedener Jahre stammt, einen wirklichen Wert besitzen [6].

Umgekehrt dürfte es nicht unberechtigt sein, für die Trächtigkeitsdauer eines Teiles der Alpensalamander, welche in tiefen Standorten etwa zwischen 650 und 850 m Seehöhe leben, wenigstens ausnahmsweise weniger als 2 Jahre zu vermuten; denn einmal beginnt die Fortpflanzungszeit voraussichtlich schon Ende Mai; dann ist die zur Entwicklung verfügbare Zeit länger und die durchschnittliche Temperatur höher als an hoch gelegenen Orten; endlich dürften weniger ausgebildete Embryonen den Anforderungen eines wärmern Klimas genügenden Widerstand entgegensetzen; in diesem Sinne erscheint es durchaus möglich, daß es, wie Kammerer meint, in tiefern Regionen schon normalerweise zu Frühgeburten kommen könne. Die Angabe bezüglich der Trächtigkeitsdauer bei *Salamandra atra*, wie sie v. Schreibers gemacht hat (s. Abschn. I, 1), könnte möglicherweise für die in den tiefsten Standorten lebenden Salamander zutreffen; allerdings müssen wir die Trächtigkeitsdauer bei *Salamandra maculosa*, für welche dieser Autor irrigerweise nur wenige Monate angenommen hat, richtig mit 9 bis 10 Monaten ansetzen. Unstreitig aber ist unter den Autoren v. Schreibers der Wahrheit am nächsten gekommen. Für die Annahme, daß mitunter im 2. Jahre der Entwicklung die Geburt stattfinden könne, habe

ich einige Belege. Ich fand nämlich in den tiefsten Punkten meines Beobachtungsgebietes sowohl zeitlich im Frühjahre als auch im Spätsommer, wie unter den Anomalien näher erörtert werden wird, nicht selten den Fall, daß in einem Uterus eines Weibchens ein Embryo des 3. Embryonalstadiums sich vorfand, während der andere Uterus leer war. Diese Anomalie, wenn sie so genannt werden darf, kam so häufig vor, daß sie durch eine ähnliche Anomalie (s. Abschn. II, 2), welche bei gleichzeitigem Vorhandensein jüngerer Entwicklungsstadien vorkommt, nicht erklärt werden kann, sondern zur Annahme führen muß, daß der andere gleichaltrige Embryo wenigstens in vielen Fällen bereits geboren wurde. In den im Spätsommer beobachteten Fällen hätten somit, da der eine sich noch vorfindende Embryo offenkundig vom Vorjahre stammte, die Geburt des andern Embryos im 2. Jahre der Trächtigkeit stattgefunden; in den zeitlich im Frühjahre beobachteten Fällen ist eine solche Annahme zwar nicht zwingend, jedoch naheliegend.

Ehe ich auf die Besprechung des Enwicklungszyklus des Alpensalamanders eingehen kann, bleibt noch die Frage zu erörtern, welche Zeit von der Geburt der Embryonen bis zum Beginn einer neuen Trächtigkeitsperiode verstreicht. Für jenen Teil der Salamanderweibchen, welche nach oder selbst während der Fortpflanzungszeit gebären, ist es selbstverständlich, daß sie nicht mehr im gleichen Jahre trächtig werden, somit zur Vollendung eines Entwicklungszyklus wenigstens 3 Jahre brauchen. Nur für jene wenigen Weibchen, welche vor Beginn der Fortpflanzungszeit gebären, wäre ein 2 Jahre dauernder Entwicklungszyklus denkbar. Allein namentlich bei Weibchen der untern Region sind die Ovarialeier zur Zeit der Geburt noch so klein, daß deren Heranwachsen und Reifen innerhalb eines oder zweier Monate kaum möglich sein wird. Am ehesten käme ein zweijähriger Entwicklungszyklus für jene in den tiefsten Standorten lebenden Weibchen in Betracht, welche etwa ausnahmsweise bereits im 2. Jahre ihrer Trächtigkeit gebären. Im übrigen finden sich auch in niedern Standorten zu einer Zeit, da die Fortpflanzung längst vorüber ist und auch keine Embryonen, vom vorletzten Jahre stammend, angetroffen werden, durchschnittlich etwas mehr offenkundig geschlechtsreife Weibchen ohne Embryonen vor, als solche mit Embryonen des laufenden Jahres angetroffen werden; dies sagt aus, daß neben den wenigen Weibchen der jungen Brut, welche erst geschlechtsreif geworden sind, sich annähernd alle Weibchen vorfinden, welche im laufenden Jahre ge-

boren haben und erst im nächsten Jahre trächtig werden; somit dauert in der Montanregion der Entwicklungszyklus im allgemeinen 3 Jahre [7].

Mir ist es aufgefallen, daß die Ovarien von Salamanderweibchen, welche nahezu geburtsreife Embryonen in sich trugen, in der Alpenregion meistens viel weiter entwickelt waren als in tiefern Standorten. Diese Beobachtung gibt zur Vermutung Veranlassung, daß durch den Beginn der Wachstumsvorgänge im Ovarium vor der Geburt der Embryonen vielleicht wenigstens einigermaßen die in der Alpenregion bestehende Verzögerung in der Entwicklung ausgeglichen wird.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die hier allgemein erörterten Fragen, welche den Entwicklungszyklus betreffen, einer Lösung durch das Experiment zugänglich sind; es wäre eine derartige experimentelle Untersuchung um so wünschenswerter, als man dann an Hand der erhaltenen Daten und der klimatischen Verhältnisse der einzelnen Standorte direkte Schlüsse auf die Dauer der einzelnen Epochen des Entwicklungszyklus ziehen könnte. Beiläufig läßt sich sagen, daß *Salamandra atra* in der Montanregion zum Durchlaufen seines drei Kalenderjahre dauernden Entwicklungszyklus tatsächlich nur 12—14 Monate bedarf, da für eine namhafte Entwicklung die Monate Oktober bis April gar nicht, der Mai und September aber nur wenig in Betracht kommen können. Es kann also kaum wundernehmen, wenn die Salamander KAMMERER's im Terrarium, da doch gleichmäßigere und höhere Temperatur eine wesentliche Entwicklungsbeschleunigung hervorruft, in etwa 6 bis 7 Monaten den Entwicklungszyklus vollendeten, zumal nicht ausgetragene Embryonen, sondern jedesmal nur Frühgeburten zur Welt kamen.

2. Anomalien der Fortpflanzung.

An Anomalien habe ich folgende beobachtet:

A. Anomalien der Ovarien.

1. Mitunter traf ich in den im übrigen normal aussehenden Ovarien stellenweise größere oder kleinere bläschenartige Bildungen, von denen ich mangels einer mikroskopischen Untersuchung vorläufig nicht aussagen kann, ob die pathologische Veränderung vom Ovarialei oder dem Follikelepithel oder andernorts ausgegangen ist. Solche Ovarialcysten findet man manchmal abgelöst in der Bauchhöhle oder in sehr seltenen Fällen sogar im Oviduct vor. In der Wand größerer cystöser Bildungen sind häufig Dotterreste als gelbe

zirkumskripte Flecken makroskopisch erkennbar. Kleinere Cysten machen den Eindruck von einem Ei, dessen Dotter zur Hälfte von Flüssigkeit ersetzt ist. Es wäre nicht unmöglich, daß durch diesen pathologischen Vorgang manchmal die Eier nur so wenig verändert werden, daß sie befruchtungsfähig bleiben, aber gelegentlich zu Mißbildungen Veranlassung geben könnten.

2. Eine bisher mir nur einmal zu Gesicht gekommene Anomalie betrifft das ungleichzeitige Heranreifen der beiden Ovarien. Czermak hat eine solche Unregelmäßigkeit zur Erklärung einer von ihm beobachteten Anomalie angenommen. In dem von mir beobachteten Falle war rechterseits ein reifes Ovarium, der entsprechende Uterus war leer; linkerseits waren die Eier des Ovariums nur als winzige, weißliche Pünktchen erkennbar; der betreffende Uterus enthielt einen Embryo, dessen Entwicklung offenkundig im Vorjahre begonnen hatte. Es ist bei diesem abweichenden Verhalten beider Eierstöcke wohl anzunehmen, daß beide Ovarien zu verschiedenen Fortpflanzungszeiten, d. i. in verschiedenen Jahren, ihre Eier dem Uterus überliefern und infolgedessen zu einer Anomalie des Uterusinhaltes führen, welche zuerst und bisher allein Czermak in einem einzigen Falle beobachtet hat, dem ich einen zweiten ähnlichen hinzufügen werde.

B. Anomalien des Uterusinhalts.

1. Entweder sind die Embryonen der beiden Uteri derart von verschiedener Ausbildung, daß sie zu verschiedenen Fortpflanzungszeiten, d. i. in verschiedenen Jahren, ihre Entwicklung begonnen haben, oder der eine Uterus ist leer, der andere enthält einen Embryo beliebigen Stadiums, aber der verschiedene Zustand der Ovarien bekundet, daß die Geschlechtsapparate beider Seiten zeitlich verschieden funktionieren. Den ersten Fall dieser Anomalie beobachtete ich ein einziges Mal, indem ich im Juni in einem Uterus einen Embryo des 2. Entwicklungsstadiums (also einen Embryo des Vorjahres) antraf, im andern Uterus aber einen normalen jungen Embryo des 1. Entwicklungsstadiums (also einen Embryo, der in der gerade bestehenden Fortpflanzungszeit seine Entwicklung begonnen hatte) auffand. Dieser Fall ist nur in bezug auf das Alter der Embryonen etwas verschieden von dem ähnlichen von Czermak mitgeteilten. Der zweite Fall dieser Anomalie wurde auch nur einmal beobachtet und ist unter den Anomalien des Ovariums erörtert. Czermak, der für Salamanderweibchen mehrere Trächtigkeitsperioden

im Jahre annahm, hat natürlich die Altersdifferenz der beiden Embryonen nicht auf ein Jahr, sondern nur auf einen Bruchteil eines Jahres geschätzt.

2. Entweder haben die Embryonen beider Uteri zwar offenkundig zur selben Fortpflanzungszeit ihre Entwicklung begonnen, sind aber von verschiedener Länge, oder der eine Uterus ist leer, der andere enthält einen Embryo im vorgeschrittenen 3. Entwicklungsstadium; die Ovarien stehen auf gleicher Entwicklungsstufe. Den ersten Fall dieser Anomalie habe ich sehr häufig beobachtet. Von ungleichzeitiger Geburt habe ich gegen 20 Fälle notiert; allerdings läßt sich nicht mit Bestimmtheit ausschließen, daß in dem einen oder andern Falle der Altersunterschied wenigstens ein Jahr betrug, wie bei der frühern Anomalie, oder der Uterus von vornherein überhaupt leer blieb oder frühzeitig infolge abgestorbener Embryonen entleert wurde, Fälle, die später ihre Besprechung finden werden. Immerhin aber beweist das häufige Vorkommen zweier gleichaltriger, verschieden großer, älterer Embryonen, daß die meisten als zweiter Fall angeführten Anomalien auf ungleichzeitige Geburt zurückzuführen sind.

Der Erklärung dieser Anomalie, welche v. Schreibers gegeben hat, kann ich nicht beipflichten; er meint nämlich, daß die Differenz in der Größe der Embryonen durch Befruchtung eines ursprünglich zum Embryotrophei bestimmten Eies stattgefunden habe, nachdem das Embryonalei durch irgendwelche Ursachen zugrunde gegangen sei. Ich fand nämlich unter 200 Weibchen mit Embryonen des 1. Stadiums kein einziges, das eine auffällige Differenz seiner beiden Embryonen aufwies; trotzdem konnte ich unter relativ viel weniger Weibchen mit ältern Embryonen zahlreiche Fälle von differenter Länge verzeichnen. Die Differenzen sind um so größer und häufiger, je mehr sich der Embryo seiner Geburt nähert. Es sind somit die Größendifferenzen erst im Laufe der Entwicklung zum Ausdruck gekommen; an Stelle abgestorbener Embryonen treten, wie die spätern Mitteilungen zeigen werden, keine Embryotropheier.

Über die Ursachen dieser Anomalie kann ich nur Vermutungen vorbringen. Ich meine, daß größere Eier vielleicht auch zu größern und kräftigern Embryonen heranwachsen; dann, daß auch ein ungleiches Nahrungsmaterial, da bedeutendere Differenzen in der Zahl der in den Uteri befindlichen Embryotropheier nicht selten sind, auch eine Differenz in der Größe gleichaltriger Embryonen verursachen könnte. Es ist nämlich eine häufige Erscheinung, daß die beiden Embryonen

ihren Dotter ungleichzeitig aufzehren. Auffällig bleibt die große Zahl der Fälle ungleichzeitiger Geburt, so daß ich der Vermutung Ausdruck geben muß, es möchte sich hierbei nicht um eine Anomalie, sondern um einen normalen Vorgang handeln; sein Zweck wäre, wenigstens einem Embryo nach der Geburt des größern, widerstandsfähigern eine möglichst gute Ausbildung in dem nunmehr relativ weitern Mutterleibe zu gestatten. Meine Beobachtungen führen mich zur Annahme, daß die Geburt offenkundig ungleicher Embryonen häufig in verschiedenen Jahren erfolgt. Die Fälle einer großen zeitlichen Differenz in der Geburt beider Embryonen könnten möglicherweise eine ungleichzeitige Entwicklung der beiden Ovarien und Embryonen im Gefolge haben.

3. Andere Fälle, in welchen sich bei einem Weibchen ein Uterus leer vorfand, der andere aber einen Embryo enthielt, lassen, wenn auch nur in sehr seltnen Fällen, darauf schließen, daß das Zustandekommen einer solchen Anomalie dadurch erfolgt ist, daß der Eintritt der Eier in einen Oviduct unterblieb.

Ich kann nur einen einzigen derartigen einwandfreien Fall anführen: Es fand sich in dem Uterus ein Embryo des laufenden Jahres (2. Stadium, 18 mm Länge, 16. August, 900 m Seehöhe); die Dottermasse dieses Uterus war im Vergleiche zu normalen Befunden nahezu verdoppelt; im andern Ovidukt war nur trübe Flüssigkeit vorhanden; beide Ovarien aber zeigten im gleichen Maße die Spuren von stattgehabter Ovulation.

An diese Anomalie schließt sich eng eine andere, ebenfalls nur einmal beobachtete an: In beiden Uteri fand sich je ein Embryo des 1. Stadiums; trotzdem aber beide Ovarien Spuren von gleichmäßig stattgehabter Ovulation erkennen ließen, fanden sich im einen Uterus nahezu dreimal soviel Embryotropheier (gegen 100) wie im andern Uterus vor.

Dieser Befund leitet zu jenen häufigern Fällen über, in welchen eine mäßige Differenz in der Zahl der Embryotropheier besteht; eine solche wäre wohl, wie bereits erwähnt, geeignet, die gelegentlich auftretende Größendifferenz der Embryonen zu erklären. In dem einen oder andern dieser Fälle ist es nicht unmöglich, daß die in beiden Uteri bestehende Differenz in der Zahl der Embryothropheier vielleicht auf eine Differenz in der Zahl der Eier in den betreffenden Ovarien zurückzuführen ist.

Die drei von mir beobachteten Fälle, in welchen neben einem leeren Uterus sich ein solcher mit einem Embryo, dessen Entwick-

lung im verflossenen Jahre begonnen hatte, zu einer Zeit vorfand, in welcher erst die Embryonen des vorletzten Jahres geboren wurden, lassen die Anomalie in ihrem ursächlichen Zusammenhang nicht ganz beurteilen, da sie ja auch durch ein ungleichzeitiges Funktionieren der Geschlechtsapparate beider Seiten ihre Erklärung finden könnten; immerhin aber spricht der gleichartige Zustand beider Ovarien gegen eine solche Erklärungsweise. Auch wäre daran zu denken, daß der Embryo des einen Uterus, wie es häufig beobachtet wird, abgestorben war oder überhaupt seine Bildung nicht erfolgt ist und dann der ganze Uterusinhalt vorzeitig entleert worden sei. Da man aber beobachten kann, daß selbst neben Uteri mit geburtsreifen Embryonen sich solche mit reichlicher Dottermasse ohne Embryo vorfinden, möchte ich diese Entstehungsweise der 3 erwähnten Anomalien erst an letzter Stelle in Betracht ziehen.

4. Nun komme ich zur Besprechung einer Reihe von Fällen, in welchen die Embryonen entweder auf einer oder auf beiden Seiten abgestorben waren oder in der Dottermasse sich nicht vorfanden oder wenigstens nicht erkannt werden konnten. Diese Anomalien beobachtete ich in 17 Fällen einseitig und in 3 Fällen doppelseitig.

a) Einseitige Anomalien: Bei gleichzeitigem Vorhandensein eines normalen vom laufenden Jahre stammenden Embryos fand ich einmal einen abgestorbenen, ein anderes Mal überhaupt keinen Embryo vor; die Embryotropheier waren nicht zerfallen.

Neben Uteri mit Embryonen des verflossenen Jahres fand ich solche ohne Embryonen in 8 Fällen; die Embryotropheier waren hierbei in 5 Fällen nicht zerflossen, in 3 Fällen zu einem Dotterbrei zerfallen. In einem dieser Fälle traf ich am caudalen Ende des Uterus eine massive Gallertkugel mit einem Durchmesser von etwa 6 mm. In 3 andern Fällen, in denen der Dotter nicht zerfallen war, fand sich zweimal ein abgestorbenes Ei in Hülle und einmal eine abgestorbene Mißbildung ohne Hülle vor.

Neben Uteri mit Embryonen des vorletzten Jahres traf ich in vier Fällen solche ohne Embryonen; in drei derselben waren die Embryotropheier vollkommen, in einem teilweise zerfallen.

b) Doppelseitig notierte ich diese Anomalie in 3 Fällen; einmal traf ich je einen abgestorbenen Embryo in Hülle, die Embryotropheier waren nicht zerfallen; ein anderes Mal waren sowohl im Uterus als auch im Eileiter, im letztren etwa 10, wenig zerfallene, mißgestaltete Embryotropheier vorhanden; von einem Embryo war nichts zu finden; im dritten Falle war in jedem Uterus je ein abgestorbener, scheinbar normaler, älterer Embryo.

Was nun die Genese dieser sehr häufigen Anomalie betrifft, so dürfte es ziemlich klar sein, daß es infolge einer Ursache entweder gar nicht zur Bildung oder Befruchtung eines Embryonaleies gekommen ist oder dieses, obwohl befruchtet, mißgebildet wurde oder wenigstens abstarb. Es wären somit hierher auch jene Fälle zu rechnen, in denen mehr oder weniger mißgebildete, aber noch lebende Embryonen, je einer in einem Uterus, sich vorfinden, da doch im Laufe der Zeit der mißgebildete Embryo abstirbt. Beiderseits trifft man mißgebildete, noch von einer Gallerthülle umschlossene Eier nicht selten an; namentlich nach Ablauf der Fortpflanzungszeit und nach Ausschlüpfen der Embryonen fallen diese Fälle um so mehr auf, als man anfänglich an eine verspätete Fortpflanzungszeit denkt; bei näherer Betrachtung der konservierten Embryonen überzeugt man sich aber leicht von deren Abnormität. Von ältern einseitigen Mißbildungen, deren ich 5 Fälle notiert habe, habe ich 4 im zerfallenen Dotter angetroffen, nur 1 hatte den Dotter bereits aufgezehrt.

Ein Teil dieser Anomalien läßt einen Schluß auf die Gründe des Zerfalles der Embryotropheier zu, da die einzelnen Gelege, wenn sie vom laufenden Jahre stammten, immer, wenn sie vom verflossenen Jahre stammten, in den meisten Fällen, und wenn sie vom vorletzten Jahre stammten, in einem von 4 Fällen aus zwar mißgestalteten, aber noch nicht vollends zerfallenen Eiern bestanden. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß hauptsächlich die Bewegungen des ausgeschlüpften Embryos den Zerfall der Embryotropheier zu einer rahmartigen Masse bewirken, zumal man tatsächlich in normalen Fällen vor dem Ausschlüpfen die Embryotropheier nur mißgestaltet, aber gar nicht oder nur teilweise zerflossen vorfindet. Besser würde man vielleicht die Hauptursache des Zerfalles eine mechanische nennen, da ja auch offenbar das erschwerte Eindringen in den sich eben bildenden Uterus, dann die Bewegungen des Weibchens selbst und in unserm Falle die mechanische Schädigung bei Fang und Transport der Weibchen den Zerfall wenigstens begünstigen. Die wenigen, durch eine zarte Gallerthülle geschützten Eier zerfallen zuletzt.

5. Nun komme ich zur Besprechung der Anomalien, welche die Zahl der Embryonen eines Uterus betreffen. Von diesen Anomalien, bei welchen sich in einem oder in beiden Uteri eines Weibchens zwei Embryonen vorfinden, deren beide entweder vollkommen ausgebildet sind oder deren einer mehr oder weniger mißgebildet er-

scheint, habe ich 9 Fälle verzeichnet; in 6 Fällen traf ich nur auf einer Seite 2 Embryonen, in 3 Fällen beiderseits je 2 Embryonen an.

Unter den ersten 6 Fällen wurden 4mal ausschließlich normale Embryonen und zwar 3mal ältere Embryonen des 2. und 3. Stadiums und einmal solche des 1. Entwicklungsstadiums angetroffen. Bei Vorhandensein von ältern Embryonen war es auffällig, daß bei aufgezehrtem Dotter der einzelne Embryo stets größer war als einer der beiden Zwillingsembryonen. Es wird hierdurch meine Vermutung, daß die Menge des Dottermaterials auf die Größe der Embryonen von bedeutendem Einfluß sei, auch durch diese Beobachtung gestützt. Die häufig bestehende Größendifferenz zwischen den beiden Zwillingsembryonen scheint eher auf die Größendifferenz der Embryonaleier bezogen werden zu müssen. Jener Uterus, welcher 2 Embryonen des 1. Schwalbe'schen Stadiums in sich barg, zeigte im übrigen mit normalen Uteri und deren Inhalt durchaus übereinstimmende Verhältnisse; nur das Embryonalei [8] enthielt in seinem von der Gallerthülle umschlossenen Hohlraum, der sonst nur einen Embryo birgt, 2 Embryonen; der von beiden Embryonen gemeinsam eingenommene Hohlraum war einheitlich, nicht etwa durch eine Scheidewand abgeteilt. Die drei Embryonen des betreffenden Weibchens waren von mittlerer Größe und unter sich von derselben Größe und Ausbildung. Unter den noch nicht besprochenen zwei Fällen fand sich einmal als Mißbildung neben einem normalen Embryo eine Doppelmißbildung vor.

Unter den 3 Fällen mit 4 Embryonen traf ich 2mal durchwegs normale Embryonen an, 1mal ältere, unter sich gleichgroße, einmal solche des 1. Entwicklungsstadiums. Dieser letztere Fall war durchaus analog dem bereits mitgeteilten, also je 2 Embryonen in einer und derselben Hülle. Die vier Embryonen waren klein, unter sich aber von gleicher Größe und Ausbildung. Der dritte Fall wies 3 verschieden große normale Embryonen des 3. Stadiums und eine Mißbildung auf, die sich in Größe wenig von der kleinsten normalen Larve unterschied.

Der wichtigste Befund, welcher an Anomalien bei *Salamandra atra* gemacht wurde, ist wohl das gelegentliche Vorkommen von eineiigen Zwillingen; zu diesem Befunde an sich wäre eigentlich kaum mehr zu bemerken, als daß er sich an ähnliche bei Anamnien gemachte Beobachtungen anreiht, z. B. an den Befund v. Chauvin's (1883, p. 678) bei *Proteus anguinus* und Leydig's (1853, tab. 3, fig. 8) bei *Acanthias*. Bei *Salamandra atra* aber besitzt der Befund eine

große Bedeutung; er gibt nämlich eine befriedigende, von den Angaben der frühern Autoren abweichende Erklärung für das Vorhandensein von mehreren Embryonen; außerdem besitzt er, wie wir später sehen werden, eine Bedeutung sowohl in der Befruchtungs- als auch Abstammungsfrage von *Salamandra atra*.

Zur Begründung der Tatsache, daß mitunter zwei Embryonen in einem Uterus vorhanden sind, wurde bekanntlich bisher die Annahme gemacht, daß sich neben einem Embryonalei ein Embryotrophei, namentlich ein solches, welches von einer Gallerthülle umgeben ist, entwickelt. Wenn auch zugestanden werden muß, daß eine solche Annahme sich möglicherweise in dem einen und andern Falle bewahrheiten könnte, so stehen ihr doch drei Fälle entgegen, die bisher allein ein berechtigtes Urteil über die Entstehungweise dieser Anomalie erlauben; so klein auch noch die Zahl der beobachteten Fälle ist, so übereinstimmend sind sie doch unter sich, daß wir mit Berechtigung eine Mehrzahl von Embryonen älterer Stadien auf eine Mehrzahl von Embryonen in einem und demselben Embryonalei, also zwei ältere Embryonen auf eineiige Zwillinge zurückführen müssen. Letztere Anomalie scheint dadurch zu entstehen, daß durch irgendeinen Zufall zwei Eier in jene Hülle geraten, die offenbar allein die Bedingungen für die Befruchtung erfüllt (s. Abschn. II, 3). Da bei *Salamandra atra* die Eier häufig von verschiedener Größe sind, ist es naheliegend, daß es um so eher zur Bildung von eineiigen Zwillingen kommt, je kleiner die abgelösten Ovarialeier sind, welche zuerst im Oviduct caudalwärts vorrücken; denn es dürfte kaum ein Zufall sein, daß in den drei Fällen von eineiigen Zwillingen zweimal kleine und einmal nur mittlere Embryonen angetroffen wurden. Es ist nach meinen Befunden nicht berechtigt, Mißbildungen als Nebenembryonen im Sinne Schwalbe's oder als Abortivembryonen im Sinne Kammerer's zu bezeichnen; denn die Entstehungsweise dieser Mißbildungen ist die gleiche wie die normaler Embryonen; sie entwickeln sich nämlich, soweit meine Erfahrungen reichen, stets aus Embryonaleiern, nie aus Embryotropheiern, gleichgültig ob sie in einem Uterus einzeln oder neben einem normalen Embryo vorkommen. Es ist naheliegend, daß die Möglichkeit für die Entstehung einer Mißbildung mit der Zunahme der Zahl der Embryonen in einer Eihülle wächst, nicht nur deshalb, weil kleine Eier die Entstehung dieser Anomalie zu begünstigen scheinen, sondern auch weil die Embryonen in dem dürftigen Raume sich an der Entwicklung gegenseitig be-

hindern. Es erscheint mir nicht unmöglich, daß man gelegentlich einmal drei Embryonen in einer Hülle antreffen könnte. Wieweit die kleinen Eier entwicklungsfähig sind, darüber kann ich keine Angaben machen, jedoch aber meine ich, daß die kleinsten gelegentlich im Uterus vorhandenen kaum einen normalen Embryo liefern können.

Ein Teil der Mißbildungen mag also von Eiern herrühren, welche eine zur Ausbildung eines normalen Embryos nicht mehr ausreichende Größe besitzen; ein anderer Teil vielleicht von mehr oder weniger kranken Eiern, die unter andern etwa aus Eierstöcken mit Blasenbildungen stammen; ein Teil verdankt sicherlich seine Entstehung der Raumbeengung bei Vorhandensein zweier Embryonen in einer Hülle. Solche Mißbildungen sterben jedenfalls meistens vor der Geburt ab und geben zu bekannten bereits mitgeteilten Anomalien Veranlassung. Ein Teil abgestorbener Eier dürfte vielleicht aber auf eine fehlende oder nicht ausreichende Befruchtung (bei zu alten oder kranken Spermatozoen) zurückzuführen sein.

3. Das Embryonalei und die Embryotropheier.

Wie ich bereits in dieser Abhandlung mitgeteilt habe, enthält ein eben ausgebildeter Uterus zwei Arten von Eiern: das Embryonalei [8] mit 1 oder in sehr seltnen Fällen 2 Embryonen und die Embryotropheier, welche später hauptsächlich durch die Bewegungen des ausgeschlüpften Embryos zu einem Dotterbrei zerfallen; einige Embryotropheier, etwa 1—3, die wenigstens anfänglich im caudalen Abschnitte des Oviducts liegen, sind meistens von einer zarten Gallerthülle umgeben, die den betreffenden Eiern eine längere Widerstandskraft gegen den Zerfall gewährt. Der größte Teil der Embryotropheier besitzt keine Gallerthülle, sondern es findet sich höchstens stellenweise zwischen den Eiern wenig Gallerte eingelagert. Die Angabe Czermak's (1843, p. 9 u. 10), daß die Eier einer Einsaat ursprünglich unter sich auch in bezug auf ihre Hülle gleich sind und sich ein diesbezüglicher Unterschied erst später durch eine regressive Metamorphose ausbildet, erscheint somit als unrichtig. Es ist dies um so mehr hervorzuheben, als Schwalbe hauptsächlich auf diese irrige Angabe von Czermak gestützt zu ganz unhaltbaren Annahmen gekommen ist.

In der Frage der Stellung des Embryonaleies zu den Embryotropheiern sind zwei Ansichten vertreten: die eine, daß der Unter-

schied zwischen Embryonalei und Embryotropheiern insofern ein prinzipieller sei, als nur ein Ei, das Embryonalei nämlich, befruchtet werde; die zweite, daß nur ein gradueller Unterschied bestehe, daß alle Eier befruchtet werden, bis zu einem gewissen Grade der Entwicklung fortschreiten und dann früher oder später zugrunde gehen oder es noch bis zur Bildung von Nebenembryonen bringen. Gewissermaßen in der Mitte steht Fatio's Ansicht, welche nur wenigen, offenbar den von einer Gallerthülle umgebenen, Eiern eine Befruchtung und einen kürzern Entwicklungsgang zuschreibt. Gestützt sind diese Ansichten, soweit sie das 1. Stadium betreffen, nur durch makroskopische Beobachtungen. Maßgebend für die zweite Ansicht waren ferner zwei bei ältern Stadien gemachte Befunde: das gelegentliche Vorkommen von 2 Embryonen oder eines Embryos und einer Mißbildung in einem Uterus und der Kernreichtum der Dottermasse.

In engster Beziehung zu der erörterten Frage über die Befruchtung der Embryotropheier ist die Frage über das Zustandekommen der eigentümlichen Entwicklungsverhältnisse bei *Salamandra atra*. In dieser Frage stehen sich zwei Ansichten gegenüber: die eine, welche Czermak als die wahrscheinlichste angenommen hat, vertritt den Standpunkt, daß der Grund der eigentümlichen Entwicklungsverhältnisse im Ei selbst liege, also dieses vermöge seiner eigentümlichen Struktur allein einer normalen Befruchtung fähig sei und tatsächlich zu einem normalen Embryo sich entwickle; die übrigen Eier werden infolge ihrer abweichenden Struktur entweder überhaupt nicht befruchtet oder können wenigstens keine ausgebildeten Embryonen liefern.

Die andere Ansicht wird von mehreren Autoren geteilt und auch von Czermak als möglich, wenn auch als unwahrscheinlich, hingestellt: der Grund der Tatsache, daß in einem Uterus nur 1, in seltnen Fällen 2 Eier befruchtet werden, liege in den dem Alpensalamander eigentümlichen Verhältnissen des Uterus; die Eier an sich seien einer normalen Befruchtung fähig, es finde eine solche aber nicht statt oder schlage wenigstens infolge der im Uterus getroffenen Einrichtungen fehl.

Ich teile nun meine Beobachtungen und die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit, soweit sie zur Lösung vorstehender biologisch wichtigen Fragen beitragen können:

a) Makroskopische Beobachtungen: Aus den zu Beginn des 2. Abschnittes gemachten Mitteilungen, welche den Eintritt der

Eier in den Oviduct betreffen, geht Folgendes hervor: Ein Teil der Eier (2 in dem von mir beobachteten Falle) ist schon von einer Gallerthülle umgeben und hat den caudalen Abschnitt des Oviducts erreicht, wenn die übrigen Eier zum geringen Teile in der Bauchhöhle liegen, größtenteils aber noch im Ovarium festsitzen. Die Ablösung der Eier ist manchmal noch nicht vollendet, wenn bereits das Embryonalei die Zweiteilung vollendet hat. Zur Zeit der Vierteilung fand ich noch Eier in der Bauchhöhle.

Diese Tatsachen legen die Vermutung nahe, daß die Ablösung der Ovarialeier und deren Eintreten in den Oviduct etappenweise erfolgt, wie es bei gewissen Salamandrinen, z. B. *Triton*, die Regel ist. Nur unterscheidet sich *Salamandra atra* schon am ersten Gelege dadurch, daß die Eier nicht abgelegt, sondern zurückbehalten werden und nicht alle im gleichen Maße eine Gallerthülle empfangen. Die übrigen Gelege, die z. B. bei *Triton* in gewissen Intervallen stattfinden, dürften vielleicht bei *Salamandra atra* ohne merkliche Zwischenpausen erfolgen, jedenfalls aber ist die für die spätern Gelege nötige Zeit bei *Salamandra atra* gegenüber *Triton* sehr abgekürzt. Unter der Voraussetzung der Richtigkeit dieses naheliegenden Vergleiches zwischen *Salamandra atra* und *Triton* wäre an die Möglichkeit zu denken, daß die Eier der spätern Gelege sich von jenen des ersten Geleges dadurch, wenigstens zum Teil, unterscheiden könnten, daß diese infolge einer beschleunigten Ablösung ihre volle Reife nicht erlangt hätten; es würde aber dies nur einen Unterschied zwischen dem Ovarialei und dem größten Teil der umhüllten Embryotropheier einerseits und den vorwiegend nackten Embryotropheiern andrerseits im Gefolge haben. Ferner scheinen die nackten Embryotropheier bei ihrem Durchtreten durch den Oviduct offenbar infolge des hohen Muskeldruckes, der die Bildung des Uterus bewerkstelligt, viel zu leiden haben, da sie oft deformiert, ja manchmal zerdrückt erscheinen. Ich hebe diese beiden möglicherweise vorhandenen Unterschiede zwischen nackten und umhüllten Embryotropheiern deshalb hervor, weil sie bei experimentellen Untersuchungen vielleicht sehr in die Wagschale fallen könnten.

Obwohl ich einigemal sehr junge Stadien zu Gesicht bekommen habe, habe ich doch im Drange der Geschäfte der Frage zu wenig mein Augenmerk geschenkt, ob das Embryonalei, dem oft bei ausgebildeten Uteri Embryotropheier vorgelagert sind, stets, wie ich vermute, das erste sei und ein Vorlagern der Eier somit eine sekun-

däre Erscheinung wäre, welche erst bei der Bildung des Uterus zum Ausdruck gekommen sei. Das Embryonalei zeichnet sich, wie bereits bemerkt, von den umhüllten Embryotropheiern durch eine stärkere kompakte Hülle aus, die einen weiten Hohlraum einschließt [8].

Es wäre somit mit der Möglichkeit zu rechnen, daß entweder die Einrichtungen, welche ursprünglich offenbar für alle Eier eine Umhüllung geliefert haben, soweit degeneriert sind, daß sie nur eine einzige Hülle, wie sie sonst bei Urodelen an allen Eiern sich findet, zu liefern vermögen oder daß nur ein Ei in den Bereich gut funktionierender Gallertdrüsen gekommen sei.

Weitere makroskopische Beobachtungen betreffen die Entwicklung der Embryotropheier. An das Sammeln von Embryonen des Alpensalamanders war ich um so lieber herangetreten, als ich nach den Angaben Brehm's annehmen durfte, in einem Uterus zahlreiche junge Embryonen anzutreffen. Diese Hoffnung habe ich aber nach Eröffnung weniger Uteri aufgegeben. Seither habe ich den Inhalt von mehr als 400 Uteri, welche Embryonen des 1. Stadiums enthielten, durchmustert und in keinem einzigen Falle auch nur die geringste Spur irgendeiner Entwicklung der Embryotropheier bemerken können; Fältelungen allerdings sind häufig zu sehen; auch nehmen die weichflüssigen Eier manchmal nierenförmige embryonenähnliche Gestalt an, die sie bei Lageveränderung wieder verlieren. Die Embryotropheier, welche eine Hülle besitzen, unterscheiden sich von den nackten nur dadurch, daß sie ihre ursprüngliche Gestalt länger bewahren.

b) Mikroskopische Beobachtungen. Die Uteri mit Embryonen des 1. Entwicklungsstadiums, die ich in Schnitte zerlegt habe, ließen durchaus nur am Embryonalei eine Entwicklung erkennen; die Dotterhaut der nackten Embryotropheier zeigte sich häufig geborsten und gefaltet. Nur zwischen den Eiern, namentlich in der Gallerte, finden sich Kerne, die offenkundig vom Uterusepithel herrühren.

Bezüglich der Provenienz der Kerne, die Schwalbe mit einer partiellen Entwicklung der Embryotropheier in Zusammenhang bringt, wäre eine eingehende Untersuchung wünschenswert. Folgende Möglichkeiten, welche die Herkunft der Kerne betreffen, möchte ich in Erwägung ziehen:

1. Im Dotterbrei des Uterus: Abgelöste Epithelien des Uterus (von mir beobachtet), aus der Uteruswand ausgewanderte Leuco-

cyten und von der Oberhaut des Embryos abgestoßene Epithelien.

2. Im bereits verschluckten Dotter: außer den schon erwähnten Kernen solche, welche Leucocyten, die aus dem Verdauungstract ausgewandert sind, und abgestoßenen Schleimhautepithelien (von mir beobachtet) entstammen.

Auch eine parthogenetische Furchung, wie sie angesichts der Tatsache, daß jene bei Froscheiern (Dehner, 1892) bisweilen vorkommt, immerhin möglich erscheint, konnte an Embryotropheiern nicht beobachtet werden.

Der mikroskopische Befund ergibt somit, daß beide Arten der Embryotropheier sich nicht entwickeln.

c) Experimentelle Untersuchungen wurden bisher von mir nicht angestellt; jedoch weisen zwei Anomalien Verhältnisse auf, die gelungene Experimente in gewisser Beziehung vollkommen ersetzen.

1. Wenn 2 Eichen in eine Hülle geraten, werden sie beide befruchtet und entwickeln sich zu Embryonen.

2. Geraten die von beiden Ovarien abgelösten Eier insgesamt nur in einen Oviduct, so zeigt dieser, abgesehen von der größern Anzahl der Embryotropheier, durchaus normale Verhältnisse, also nur einen Embryo.

Nach Mitteilung meiner Beobachtungen und Ergebnisse versuche ich nun, einer Lösung der früher berührten Fragen näher zu treten.

Der Unterschied zwischen Embryonalei und Embryotrophei ist insoweit ein prinzipieller, als nur das Embryonalei sich entwickelt, die Embryotropheier aber durchgehends unentwickelt bleiben; denn der mikroskopische Befund zeigt tatsächlich nur am Embryonalei eine Entwicklung, und das Vorkommen von mehreren Embryonen ist durch das Vorkommen von eineiigen Zwillingen erklärt.

Zugunsten der Annahme, daß die Ursache der eigentümlichen Entwicklungsverhältnisse bei *Salamandra atra* im Ei selbst gelegen sei, konnte kein Anhaltspunkt gewonnen werden; höchstens die Möglichkeit könnte in Erwägung gezogen werden, daß ein Teil der Embryotropheier, etwa infolge rascher Ablösung, vielleicht seine volle Reife nicht erlangt habe. Unter den gegebenen Verhältnissen wäre diese Erscheinung für die Beurteilung unserer Frage bedeutungslos; diese spitzt sich in die Frage zu, welche Unterschiede zwischen Embryonalei und teilweise eingehüllten Embryotropheiern,

offenbar hauptsächlich den Eiern des ersten Geleges, bestehe. Zu Ungunsten der früher erörterten Frage sprechen aber die angeführten Anomalien. Unter der Voraussetzung eines bereits im Ovarium zur Entwicklung bestimmten Eies müßten wir in jenem Falle, wo alle Eier beider Ovarien in einen Uterus wandern, 2 befruchtete Eier vorfinden. Bei Vorhandensein zweier Embryonen in einer Hülle müßten wir zur Erklärung annehmen, daß „zufällig" 2 zur Bildung von Embryonen befähigte Eier in einem Ovarium sich gebildet haben; dann daß durch irgendwelche Umstände diese 2 unter den ersten sich finden, welche in den caudalen Abschnitt des Oviducts vorrücken und obendrein noch in eine und dieselbe Hülle zu geraten pflegen. Eine solche Annahme aufrecht erhalten, hieße den Eiern geistige Fähigkeiten zuschreiben.

Mit Berechtigung kann man nur annehmen, daß zumindest die zuerst in den Uterus gelangenden Eier, das spätere Embryonalei und einige Embryotropheier, ursprünglich einander vollkommen gleichwertig sind und sich ein Unterschied erst im Oviduct selbst dadurch ausbildet, daß im caudalen Abschnitte Vorkehrungen getroffen sind, die nur die Befruchtung eines Eies gestatten.

Wie im besondern diese Vorgänge stattfinden, müssen weitere, jedenfalls wegen der Schwierigkeit, mit welcher das Material beschafft werden muß, sehr mühevolle mikroskopische Untersuchungen an Oviducten mit jungen Eiern lehren, mit denen experimentelle und vergleichend anatomische Untersuchungen Hand in Hand gehen.

4. Die phylogenetische Stellung des Alpensalamanders.

Mir liegt es fern, in der ungemein schwierigen Frage, welche die Abstammung des Alpensalamanders und dessen Stellung zu *Salamandra maculosa* betrifft, den Versuch zu machen, entscheidend einzugreifen. Meine Ausführungen sollen nur dartun, daß einerseits die Gründe, welche für die Abstammung des Alpensalamanders von *Salamandra maculosa* oder einer gemeinsamen nach Art des gefleckten Salamanders lebend gebärenden Urform vorgebracht wurden, zum Teil unrichtig sind, zum Teil nichts beweisen, andrerseits aber noch andere Abstammungsmöglichkeiten in Betracht gezogen werden müssen. Mir scheinen überhaupt die in anderer Beziehung wertvollen Experimente, die Kammerer anstellte, nicht geeignet zu sein, in dieser Frage eine Entscheidung herbeizuführen. Die vergleichende Anatomie und Embryologie wird hier unzweifelhaft dem Ziele näher

kommen. Experimente, welche an Urodelen die Befruchtungsfähigkeit der Eier mit Spermatozoen verschiedener Species überprüfen, und mit Serum angestellte Versuche hätten jedenfalls auch Aussicht auf Erfolg. Ich unterziehe nun die in der Frage betreffs der phylogenetischen Stellung des Alpensalamanders vorgebrachten Behauptungen einer kurzen Kritik.

1. Nach SCHWALBE und KAMMERER werden alle Eier befruchtet; die neben dem Hauptembryo dabei auftretenden Entwicklungsformen (Nebenembryonen, Abortivembryonen, Abortiveier, Embryotropheier) gehen zugrunde.

Aus meinen im Abschnitt II, 3 mitgeteilten makroskopischen und mikroskopischen Beobachtungen geht hervor, daß überhaupt nur ein Ei [8], das in seltnen Fällen wohl 2 Dotterkugeln enthalten kann, befruchtet werde und sich entwickelt. Es besteht somit in der Art der Befruchtung zwischen *Salamandra atra* und *maculosa* ein prinzipieller Unterschied. Die Abortivgebilde bei *Salamandra maculosa* sind somit den Embryotropheiern von *Salamandra atra* nicht ebenbürtig. Der Theorie SCHWALBE's und KAMMERER's wird hierdurch die wichtigste Stütze entzogen.

2. Es wird behauptet, daß *Salamandra atra* und *Salamandra maculosa* annähernd die gleiche Anzahl Eier besitzen.

Bezüglich *Salamandra maculosa* geht aus KAMMERER's Tabelle A (p. 83) hervor, daß die Zahl der Eier bei Salamanderweibchen mit zunehmender vertikaler Höhe abnimmt und zwar von 50 m (durchschnittlich in einem Uterus 30 Eier) bis 1000 m Seehöhe (durchschnittlich in einem Uterus 12 Eier) [11] von durchschnittlich 30 Eiern auf 12 Eier herabsinkt. Es enthält somit ein Oviduct, nach Angaben KAMMERER's berechnet, im Durchschnitt 21 Eier.

Wenn wir nun die Angaben betreffs *Salamandra atra* vergleichen, so hat die Zahl der Eier FATIO am niedersten (10—25), v. SIEBOLD am höchsten (50—60) angegeben. Ich selbst habe eine so geringe Anzahl, wie FATIO angibt, nie beobachtet; die Salamander aus meinen tiefsten Untersuchungsgebieten enthielten zum Teil aber in einem Uterus 70 Eier, ja sogar darüber. Auch bei *Salamandra atra* scheint mit zunehmender Höhe die Zahl der Eier abzunehmen; in welcher Weise, muß erst festgestellt werden; unser Molch scheint aber auch lokale Verschiedenheiten in der Eierzahl aufzuweisen; auch mag die Größe und das Alter der Weibchen von einiger Bedeutung sein.

Wollten wir nun auf KAMMERER's Gedankengang eingehen und

in jenen Bezirken, wo sich *Salamandra atra* und *maculosa* berühren, einen Übergang der Entwicklungsformen beider Species annehmen, so wäre zu erwarten, daß gerade in diesen Gebieten der Alpensalamander annähernd die gleiche Anzahl von Eiern besitzt wie der gefleckte Erdmolch. Wir finden aber, daß dort der Alpensalamander etwa fünfmal soviel Eier besitzt, wie wir nach den Angaben Kammerer's, welche den gefleckten Salamander betreffen, erwarten sollten.

Aber auch die Durchschnittszahl der Eier ist nicht einmal annähernd dieselbe. Das Mittel zwischen der niedersten Angabe von Fatio und der von mir beobachteten hohen Zahl von 70 Eiern ist 40; *Salamandra atra* besitzt somit annähernd doppelt soviele Eier wie *Salamandra maculosa.*

3. Der Besitz mächtig entwickelter Kiemem beim Alpensalamander spricht nach Kammerer dafür, das die Larven früher einmal ihre Entwicklung im Wasser durchgemacht haben, wie es noch heutigentags die Larven von *Salamandra maculosa* tun.

Der Besitz mächtig entwickelter Kiemen kann nichts weiter beweisen, als daß die Larven ursprünglich ihre ganze Entwicklung im Wasser durchgemacht haben; ob sie in einer spätern Epoche zum Teil eine intrauterine, zum Teil eine extrauterine Entwicklung durchgemacht haben, wie *Salamandra maculosa*, dafür ist nicht der geringste Anhaltspunkt gegeben. Die Größe der Kiemen an sich spricht eher dafür, daß sie infolge der intrauterinen Entwicklung an Bedeutung gewonnen haben.

4. Das Anwachsen des Volumsverhältnisses zwischen geburtsreifen Embryonen und der Mutter mit zunehmender Höhe hat Kammerer sowohl für *Salamandra maculosa* als auch für *Salamandra atra* nachgewiesen [5]. Bezüglich *Salamandra atra* habe ich die aus den Angaben Kammerer's sich ergebende Tatsache, daß unser Molch mit zunehmender Höhe größere Junge zur Welt bringt, bestätigt (Abschn. II, 1). Jedoch mußte ich dies lediglich als eine Anpassungserscheinung hinstellen, die mit verwandtschaftlichen Verhältnissen nichts zu tun hat oder wenigstens in keinem Zusammenhang zu stehen braucht. Die Abnahme der Zahl der Embryonen mit zunehmender Höhe ist bei *Salamandra maculosa* jedenfalls die Folge der eben erwähnten Größenzunahme der Embryonen. Bei *Salamandra atra* kann die Zahl nicht abnehmen, weil der Uterus in der Regel nur einen Embryo enthält. Mit einer gewissen Berechtigung könnte man beim Alpensalamander von einer ähnlichen Erscheinung sprechen,

wenn tatsächlich das gelegentliche Vorkommen von 2 Embryonen in einem Uterus als Atavismus bezeichnet werden könnte und eine solche Anomalie nur in tief gelegenen Standorten sich fände. Allein, wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht (s. Abschn. II, 2), kann von einem Atavismus hierbei keine Rede sein; denn dieser würde die Entstehung dieses Vorkommnisses aus 2 Eiern mit je 1 Embryo und nicht, wie es tatsächlich zutrifft, aus 1 Ei mit 2 Dotterkugeln zur Voraussetzung haben; außerdem traf ich auch in der Alpenregion Salamanderweibchen mit mehr als 2 Embryonen an.

5. Das Aufziehen junger Eier oder Embryonen im Wasser (nicht Kochsalzlösung!) könnte unter Umständen insofern von Bedeutung sein, als man mit gewisser Berechtigung jene Salamanderspecies für die phyletisch ältere ansehen könnte, deren Embryonen von einem frühern Stadium an aufgezogen werden könnten. In dieser Richtung scheinen aber keine namhaften Versuche vorzuliegen.

Die experimentelle Erzielung von Feuersalamandern, welche ihre Larven im Trocknen ablegen, scheint mir wohl für die große Anpassungsfähigkeit der Urodelen im allgemeinen, des Feuersalamanders im besondern zu sprechen, allein für eine Verwandtschaft im Sinne KAMMERER's keine begründete Handhabe zu bieten.

Die Ableitung des Alpensalamanders von einer lebendgebärenden Stammform im Sinne KAMMERER's und die als selbstverständlich hingestellte Annahme, daß *Salamandra atra* die phyletisch jüngere Form sei, ist durchaus nicht begründet. Im Gegenteil treten bei *Salamandra atra* Erscheinungen auf, die dafür zu sprechen scheinen, daß diese Species ohne Vermittlung einer lebendgebärenden Zwischenform direkt von einem eierlegenden Urodel mit innerer Befruchtung abstammt, wie wir ein solches in unsern Regionen in *Triton* vorfinden. Es spechen dafür folgende Erscheinungen:

1. Es finden sich ursprünglich im Oviduct, der wenigstens makroskopisch einen Uterus nicht vorgebildet zeigt, die Eier hintereinander, wie sie anscheinend bei eierlegenden Urodelen mit innerer Befruchtung im Moment sich vorfinden, da die Eier in den Sperma enthaltenden Abschnitt eintreten.

2. Der Uterus bildet sich erst später offenbar infolge eines Hindernisses, welches den Eiern den Austritt verwehrt, und der auch bei eierlegenden Urodelen vorhandenen Kraft, welche die Eier austreibt. Dies ist ein bedeutender Unterschied gegenüber *Salamandra maculosa*, wo diese Kraft wenigstens in der Art nicht zum Ausdruck kommt. *Salamandra atra* hätte somit den ursprünglichen

Besitz dieser Kraft gewahrt, müßte somit auch eher als phyletisch älter als *Salamandra maculosa* bezeichnet werden. Bei *Pseudophryne vivipara*, dem von Tornier (1905) jüngst beschriebenen, lebendig gebärenden Frosch, dessen Ahnen selbstredend auch eierlegend gewesen, ist es, wie bei *Salamandra atra*, zur Bildung einer sackartigen Auftreibung der Enden beider Eileiter gekommen, welche aber zahlreiche Larven beherbergt.

3. Die Ablösung der Eier und deren Eintritt in den Uterus erfolgt wie bei *Triton* etappenweise (s. Abschn. II, 3). Vielleicht trifft dies auch für *Salamandra maculosa* zu. Irgendein bedeutender Unterschied muß aber in jedem Falle bestehen; denn bei *Salamandra atra* findet man Eier in der Bauchhöhle noch zu einer Zeit, da im Oviduct das Embryonalei im Viererstadium sich befindet. Bei *Salamandra maculosa* sind nach den Angaben von Grönroos (1896, p. 162), mit welchen meine allerdings spärlichen Erfahrungen im Einklang stehen, die Eier auf annähernd gleicher Entwicklungsstufe; dies könnten sie nicht sein, wenn zur Zeit der Befruchtung oder sogar des Auftretens von Zweier- und Viererstadien noch Eier in der Bauchhöhle sich fänden.

4. Die Gallerthülle ist bei *Salamandra atra* derber und dicker als bei *Salamandra maculosa* und von einer ähnlichen Konsistenz, wie sie sich bei unsern eierlegenden Tritonen findet.

Es wäre, soweit aus vorigen Angaben sich schließen läßt, nicht unmöglich, daß die Viviparität von *Salamandra maculosa* und *Salamandra atra* von jeder Species selbständig ohne Vermittlung einer lebendgebärenden Urform zustandegekommen sei; die gemeinsame Urform, die selbstredend bestand, wäre in diesem Falle eierlegend gewesen, wie es unter andern unsere Tritonen sind. Ich meine natürlich nicht, daß diese Urform ein *Triton* war, sondern ziehe diesen nur als nächsten, in unserer Gegend lebenden Verwandten einer solchen Urform heran. Es würde eine derartige Annahme um so weniger auf Schwierigkeiten stoßen, als ja doch der selbständig erworbene Besitz von Viviparität oder Ovoviviparität bei Vertretern aller Amphibienordnungen bereits festgestellt ist; so ist es bekannt, daß bei Gymnophionen die Eier im Oviduct die Furchung durchmachen (Brauer, 1897, p. 392) und daß es selbst lebendgebärende Frösche gibt (Tornier 1905, p. 855; Spengel, 1906, p. 801).

Eine Besprechung erfordert noch die geographische Verbreitung des Alpensalamanders, da sich unter Umständen hieraus Anhaltspunkte für die Abstammungsfrage ergeben könnten.

Salamandra atra, der nur in den Alpen lebt, hat größtenteils beschränkte, inselförmige, meist hochgelegene Wohnplätze inne. Seine geographische Verbreitung erinnert an die spezifischer Alpenpflanzen. Es ist naheliegend, um nicht zu sagen zwingend, die Artenwandlung unseres Molches in dieselbe Zeit zu verlegen, in der zum großen Teil unsere Flora ihr alpines Gepräge erhalten hat, in die Eiszeit.

Mit großer Wahrscheinlichkeit kann gesagt werden, daß *Salamandra atra* vor Beginn der Eiszeit, etwa in der Präglacialperiode (s. Kayser, p. 532), nicht gelebt hat, sondern erst während der Eiszeit in den Alpen aus einem andern Urodel sich herausgebildet hat; denn sonst dürfte man sein Vorkommen auch außerhalb der Alpen erwarten.

In welcher der Glacialzeiten und wo die Artenwandlung vor sich gegangen und ob in den Interglacialzeiten oder in der Postglacialzeit seine Verbreitung stattgefunden, läßt sich schwer sagen, wäre aber vielleicht eine lösbare geologische und paläontologische Frage. Am meisten Wahrscheinlichkeit scheint mir für eine Annahme vorzuliegen, daß die Stammform des Alpensalamanders durch Vorrücken der Gletscher dadurch am Zurückweichen verhindert wurde, daß die Gletscher zweier Täler sich vereinigt und so zwischen sich eine Insel gebildet haben. Das nun dort in dem fortwährend sich verschlechternden Klima zum Weiterleben gezwungene Urodel hat sich der Kälte anpassen müssen und ist so zu seiner eigentümlichen Fortpflanzung gekommen. In der der Glacialzeit folgenden klimatisch günstigern Epoche hat der Salamander Gelegenheit gehabt, sich wenigstens über einen größern Teil der Alpen zu verbreiten. Eine einzige solche Epoche scheint mir bei der ungemein trägen Lebensweise dieser Tiere für die Ausbreitung über nahezu die ganze Alpenkette nicht hinzureichen. Die eigentümliche Verbreitung des Alpensalamanders scheint mir nämlich darauf hinzuweisen, daß der in der Eiszeit entstandene Molch in der darauffolgenden Interglacialzeit sich über einen beschränkten Teil der Alpenkette ausgebreitet hat, in der nunmehr neuerlich beginnenden Eiszeit in die großen Täler zurückgedrängt wurde und von dort aus zum Teil während der Glacialzeit, zum Teil während der folgenden Interglacialzeit oder Postglacialzeit seine weitere Verbreitung gefunden hat.

Eine Glacialperiode vermag, falls die Vergletscherung keine vollständige ist, wie dies für die erste und dritte zutrifft, von einer Species zwei extreme Formen zu zeitigen: die eine, welche in den ungünstigsten, von Eis eingeschlossenen Inseln zu leben gezwungen

wird, die andere, welche vom Eise talabwärts gegen Flachland gedrängt wird.

Solche zwei Extreme, die durch alle möglichen Zwischenstufen verbunden sein können, scheinen bei *Salamandra atra* vorzukommen; wenigstens reicht der Alpensalamander mitunter in seinen Verbreitungsgebieten auf Alpen nur bis zu einer gewissen Grenze herab, obwohl er unter derselben vielfach dieselben Lebensbedingungen fände, in welchen schwarze Salamander in tiefer gelegenen Standorten leben.

Viel deutlicher scheinen die extremen Formen bei *Pelias berus* und *Lacerta vivipara* ausgeprägt zu sein. Gredler (1872, p. 10 u. 23) z. B. fand beide Tiere in den Sümpfen der Ebene des Etschlandes, ohne daß durch ihr Vorkommen in den Vorbergen eine Vermittlung mit den hochgelegenen Wohnstätten vorhanden gewesen wäre.

Auch von der Forelle scheinen sich in den Alpen zwei extreme Formen gebildet zu haben, eine, welche das Gletscherwasser verabscheut und vor diesem talabwärts flieht, die andere, welche die Gletscherbäche und die von diesen gespeisten Alpenseen liebt (s. Brehm's Tierleben, Vol. 8, p. 341).

Vielfach bewohnt die Forelle Hochseen, in die sie in der Jetztzeit wegen unterirdischen Abflusses oder anderer Verhältnisse unmöglich einwandern konnte. Gleiches trifft auch für den Saibling zu. In solchen Seen mögen wohl beide Species vielfach die letzte Glacialperiode erfolgreich überstanden und durch geologische Veränderungen die Fühlung mit den Talbewohnern verloren haben.

Während nun *Salamandra atra* den Eindruck einer ortsentstandenen Species macht, erscheint *Salamandra maculosa* in den Alpen als ein eingewandertes oder zum Teil sogar eben in Einwanderung begriffenes Tier; so ist es z. B. im Unter-Inntal häufig (Gredler), ist aber scheinbar nicht über Jenbach vorgedrungen, wo es Kammerer noch antraf. Ich habe es wenigstens trotz eifrigen Suchens nicht auffinden können. Vielleicht ist *Salamandra maculosa* über Vinschgau in die Gegend von Landeck oder über den Brenner in das Wipptal von Südtirol aus schon vorgedrungen. An diese Möglichkeit wäre um so eher zu denken, als Gredler durch eine ähnliche Verbreitungsart das Vorkommen von *Lacerta muralis* bei Landeck zu erklären sucht. Ich fand, allerdings nur ein einziges Mal, bei Gärberbach in der Nähe von Innsbruck die Mauereidechse vor, obwohl sie im Inntal außer an dem von Gredler namhaft

gemachten Orte nicht vorzukommen scheint. Es wäre somit für *Lacerta muralis* auch ein Überspringen des Brenners anzunehmen.

Soweit aus der geographischen Verbreitung des gefleckten Salamanders geschlossen werden kann, war er zu Beginn der Glacialperiode in Süd-Europa vorhanden und scheint sich von dort einerseits über das ägäische Festland nach Kleinasien und Palästina, andrerseits über die damals zwischen West-Europa und Nord-Afrika bestehende Landbrücke nach Marokko und Algier verbreitet zu haben. Es ist somit auch anzunehmen, daß in den Interglacialzeiten *Salamandra maculosa* in die Alpen vorgedrungen ist und von dort während der Glacialzeiten wieder zurückgedrängt wurde; somit wäre vom tiergeographischen Standpunkte aus gegen eine direkte Abstammung des Alpensalamanders von *Salamandra maculosa* allerdings vorläufig nichts einzuwenden.

Sollten meine Vermutungen. welche die Abstammung des Alpensalamanders betreffen, ihre Bestätigung finden, so hätte *Salamandra atra* gewisse ursprüngliche Eigentümlichkeiten der Stammart gewahrt, die *Salamandra maculosa* bereits verloren hat, müßte also deshalb eher als phyletisch älter bezeichnet werden, die Artenwandlung von *Salamandra atra* hätte sich aber in einer spätern erdgeschichtlichen Epoche vollzogen als bei *Salamandra maculosa*.

Anhang.

Anmerkungen und Noten.

1.

Mein mehr oder weniger vollständig untersuchtes Material des Alpensalamanders wurde in folgenden Standorten gesammelt:

I.	Pfriemeswiesen und deren nächste Umgebung; Pfriemes bei Innsbruck, ca. 1750—1950 m (Mitte Mai bis Mitte Juli 1903)	500 St.
II.	Bei den Herrnhäusern im Halltal bei Innsbruck (Ende Juni 1904)	40 „
III.	Vomperloch (beiderseits) bei Schwaz (Anfangs Juli 1904) [9]	700 „
IV.	Klosterfrauenalpe im Michelbachertal; Iseltal bei Lienz, ca. 1750 m (Ende Aug. 1906, Anfangs Aug. 1908)	332 „
V.	Gebiet der Galitzenklamm bei Lienz, 850—1200 m (Frühjahr bis Spätsommer 1908)	4274 „
		5846 St.

Der Vollständigkeit wegen verzeichne ich noch jene Fundorte, die mir bekannt geworden sind, welche ich aber selbst nicht untersucht habe:

a) Nordtirol: Gebiet der Zugspitze, Hinteriß, Bettelwurf Kematener Alpe, Gebiet der Serles, Igelser Alpe, Alpen im Hintergrunde des Voldertales, Übergang vom Weertal ins Zillertal, Alpen ober Schwaz gegen das Kellerjoch, Gebiet des Kaisergebirges.

b) West-Tirol: Graun im Vinschgau.

c) Ost-Tirol: Kals im Iseltal, Lienzerdolomiten bei Mittewald, an der Wacht im Lesachtal (Grenze zwischen Tirol und Kärnten).

d) Kärnten: Plöckenpaß am Übergang zur Valentinalpe, Liesinger Wiesen bei Liesing im Lesachtal.

Von meinem großen Material wurden in der Regel nur jene Weibchen getötet, deren gelbe Bauchfarbe auf jüngere Embryonen im Uterus schließen ließ. Es fallen auf diese Weise alle Weibchen zum Opfer, welche dem 1., und viele, welche dem 2. Entwicklungsstadium angehören, hin und wieder auch eins, welches nicht trächtig ist, sondern große Ovarien besitzt, endlich, wenn auch selten, solche mit ältern Embryonen, deren Darmtract vom aufgefressenen Dotter vollgepfropft ist, dessen gelbe Farbe oft durch die Bauchwand des Muttertieres durchscheint. Wenn die Embryonen des 2. Stadiums durch die Bauchwand der Weibchen fühlbar waren, wurden letztere wie alle Männchen und die für die Untersuchung nicht ausgewählten Weibchen entweder sofort frei gegeben oder später in Freiheit gesetzt. Nur in letzter Zeit habe ich von dem zum Zwecke der statistischen Untersuchung gesammelten Material alle trächtigen Weibchen und einen Teil der nicht trächtigen getötet; so groß auch mein untersuchtes Material war, so konnten doch nur von einem Teil genauere statistische Aufzeichnungen gemacht werden, da ich meine Hauptarbeit, das Sammeln von Embryonen, nicht hintansetzen wollte; diese nahm oft die ganze mir zu Verfügung stehende Zeit in Anspruch.

Die Männchen sind von den Weibchen leicht durch den Besitz des Cloakenwulstes zu unterscheiden. Kammerer (1903, p. 39) hebt noch einen andern äußern Geschlechtscharakter hervor; er behauptet nämlich, daß der Schwanz bei Männchen ebenso lang oder etwas länger, bei Weibchen stets kürzer als der übrige Körper sei. Ich habe nun an ausgewachsenen Tieren der Galitzenklamm und der Klosterfrauenalpe diese Angaben nachgeprüft. Die Messungen erfolgten sowohl von der hintern Wurzel des Oberschenkels als auch

vom hintern Cloakenende bis zur Schwanzspitze. Die Ergebnisse der Messungen erster Art sind in folgender Zusammenstellung eingeklammert angeführt:

		Der Schwanz ist		
		länger	gleichlang	kürzer
Aus der Galitzenklamm			als der Rumpf	
Zahl der Männchen	30	18 (30)	11 (0)	1 (0)
Zahl der Weibchen	43	41 (43)	2 (0)	0 (0)
Aus der Klosterfrauenalpe				
Zahl der Männchen	100	61 (100)	26 (0)	13 (0)
Zahl der Weibchen	30	28 (30)	2 (0)	0 (0)

Es ergibt sich somit aus dieser Aufstellung, daß der von KAMMERER angegebene äußere Geschlechtscharakter an meinem untersuchten Material nicht besteht, sondern im Gegenteil die Schwänze der Weibchen, soweit ich finde, nahezu durchaus länger sind als der Rumpf. Weiter geht hervor, daß die untersuchten Salamander beider Gebiete in bezug auf relative Schwanzlänge differente Verhältnisse aufweisen. Vielleicht trifft KAMMERER's Behauptung für die Salamander seiner Fundorte teilweise zu; allgemeine Gültigkeit hat sie aber keinesfalls. Wie ich durch den Tierhändler JOH. RORACHER in Lienz erfahren konnte, stammt KAMMERER's Serie XI aus der Galitzenklamm, weshalb ich annehmen muß, daß diese Serie einer eingehenden Messung nicht unterzogen worden ist.

Auch noch einige andere Verschiedenheiten zwischen den Salamandern der beiden obengenannten Standorte konnte ich festellen.

Die Salamander aus der Klosterfrauenalpe waren größer und stärker als die der Galitzenklamm; der Unterschied war so in die Augen fallend, daß man die Tiere auf den ersten Blick unterscheiden konnte. Das größte Männchen aus dem Gebiete der Galitzenklamm maß 135 mm, hingegen 144 mm das größte aus der Klosterfrauenalpe, aus deren Material 7 % die Größe von 135 mm überrschritten. Das größte trächtige Weibchen aus dem Gebiete der Galitzenklamm maß 130 mm, das kleinste 110 mm; dagegen aus der Klosterfrauenalpe das größte 143 mm, das kleinste 122 mm, 60 % der trächtigen Weibchen maß 130 mm und darüber. SCHWALBE gibt die durchschnittliche Länge eines Salamanderweibchens mit nur 112 mm an.

Es ist naheliegend, daß infolge des Größenunterschiedes auch die Embryonen aus der Klosterfrauenalpe bei sonstiger gleicher Aus-

bildung größer und kräftiger erscheinen, wenn auch der hierfür angegebene Grund nicht der einzige ist, der zur Erklärung dieser Erscheinung hinreicht.

Endlich zeigten sich unter den auf der Klosterfrauenalpe gefangenen Salamandern die Männchen an Zahl so vorherrschend, daß ich dies nicht als bloßen Zufall ansehen möchte, wenn ich auch von dem tatsächlich vorgefundenen Verhältnis von 230 Männchen zu 30 Weibchen annehmen möchte, daß es in Wirklichkeit zu Ungunsten der Weibchen ausgefallen sei.

In andern Standorten und auch im Gebiete der Galitzenklamm traf ich etwa $^1/_3$ bis $^2/_5$ Weibchen an, was auch den Angaben Kammerer's ungefähr entspricht [10].

Salamandra atra tritt zweifellos in zahlreichen Variationen auf; diese zu erforschen wäre wünschenswert und für die Biologie von Bedeutung. Vorbedingung einer solchen Arbeit wäre die Erforschung der Fundorte und womöglich deren Eintragung in Karten, wie es Schwalbe bereits vorgeschlagen hat. Es dürfte die Arbeit aber nicht auf Kosten unseres Molches geschehen, der wie unsere Alpenpflanzen eines ausreichenden Schutzes wert ist, sondern es müßten, wo tunlich, an Ort und Stelle die gesammelten Salamander gemessen werden usw., um dann einigermaßen entbehrliches Material wieder in Freiheit setzen zu können.

2.

Unter „Einsaat“ versteht Czermak „die Lostrennung der Eichen vom Eierstocke und die Überlieferung derselben in den Eileiter“ (p. 6). Schwalbe schreibt hierfür „Eisaat“.

3.

Unter Entwicklungszyklus verstehe ich die Vorgänge, welche sich sowohl im Ovarium als auch im Uterus von einer Geburt (der 2 Embryonen) zur andern abspielen. Die ersten sinnfälligen Vorgänge einer solchen Periode wickeln sich im Ovarium ab, das zur Zeit der Geburt meistenteils nur ganz kleine Eier besitzt, die dann erst zu ihrer vollen Größe heranwachsen. Auch die Reifeerscheinungen dürften sich zum größten Teil wenigstens im Ovarium selbst abspielen. Nach Ablösung eines Teiles der Eier vom Ovarium, deren Eintreten in die Bauchhöhle und in den Eileiter erfolgt im caudalen Abschnitte des Oviducts die Befruchtung des Embryonaleies, das dann seine 3 Entwicklungsstadien durchläuft. Die zur Vollendung eines

Entwicklungszyklus nötige Zeit zerfällt in 3 selbstverständlich verschieden lange Zeitabschnitte:

1. in den Zeitabschnitt, den das Ovarium zu seiner Entwicklung bis zum Eintritt der Reifeerscheinungen bedarf;

2. in die Zeit, die vom Beginn der Reifeerscheinungen bis zur Befruchtung reicht, und

3. in die Zeit vom Beginn der Befruchtung bis zur Geburt.

Bei eierlegenden Urodelen umfaßt der Entwicklungszyklus die Zeit, die von der Vollendung der Eiablage des einen bis zur Vollendung der Eiablage des nächsten Jahres verfließt. Es erscheint bei diesen Tieren die 3. Epoche des Entwicklungszyklus auf eine sehr kurze Zeit reduziert.

4.

Kammerer bringt „befruchtete“ Eier von *Salamandra atra* aus dem Oviduct und Uterus in physiologische Kochsalzlösung und zwar „reihenweise“ auf ein Gitter von Glascapillaren; bei Einhaltung gewisser Maßregeln gelang es, die Eier in dieser Flüssigkeit bis zu 12 Tagen so zu erhalten, „daß die Furchung ihren Fortgang nahm“ (p. 28). Aus diesen und andern Angaben Kammerer's scheint mir zweifellos hervorzugehen, daß er, wie es ja seiner Anschauung entspricht, keinen Unterschied zwischen Embryonalei und den Embryotropheiern machte, so daß seine Versuche nur unter der Voraussetzung einen Wert besitzen, daß tatsächlich alle Eichen, auch die Embryotropheichen, befruchtet werden; da dies nun, wie ich nachweise, nicht zutrifft, wird die Angabe über den „Fortgang der Furchung“ kaum einen Wert besitzen, zumal, soviel ich entnehmen kann, nur makroskopische Beobachtungen vorliegen. Es kann sich wohl nur um Fältelungen gehandelt haben.

Einen weitern Einwand gegen diesen Versuch, soweit er wenigstens zur Klärung der phyletischen Stellung beitragen soll, erfordert die Verwendung von physiologischer Kochsalzlösung, da die Urform ihre Eier ins Wasser abgelegt hat. Der Versuch ist mit der nötigen Abänderung jedenfalls der Wiederholung wert.

5.

Sollen die bei *Salamandra atra* zwischen Embryo und Muttertier aufgestellten Verhältnisse einen Wert besitzen, so können selbstverständlich nur geburtsreife Embryonen in Betracht kommen. Nun trifft man aber äußerst selten im Uterus zweifellos geburtsreife

Embryonen an, das sind solche ohne Kiemen oder höchstens mit noch knötchenförmigen Kiemenresten. Kammerer (1903, p. 26) behauptet allerdings, „daß die Kiemen der im Uterus verbleibenden Embryonen bis kurz vor der Geburt stetig an Länge zunehmen und sich erst wenige Tage vor der letzteren reducieren". Diese Behauptung Kammerer's läßt es als selbstverständlich erscheinen, daß ihm bei Aufstellung seiner Statistik obige Annahme als Leitschnur diente und er alle Embryonen mit kurzen Kiemen als geburtsreif ansah. Meine Beobachtungen stimmen mit denen von Czermak und Schwalbe überein, daß eine allmähliche Reduktion der Kiemen stattfindet. Im Freien beansprucht sie nicht Tage, sondern Monate. Ich finde nämlich im Spätsommer bereits mit kurzen Kiemen viele Embryonen, deren Geburt erst im folgenden Jahre stattfinden kann.

Kammerer's Aufstellung besitzt somit nicht den vollen Wert und kann in ihrem Resultat den Kernpunkt der Sache nur ungenau treffen. Soviel aber scheint doch aus seinen Untersuchungen hervorzugehen, daß im allgemeinen die Länge geburtsreifer Embryonen mit zunehmender Höhe zunimmt, wie ich es selbst an zahlreichen Weibchen feststellen konnte.

6.

Einen guten Überblick über die Größenverhältnisse einer Embryonengruppe gewinnt man durch graphische Darstellung. Trägt man etwa auf Millimeterpapier die möglichen Längen der Embryonen der Reihe nach von Millimeter zu Millimeter auf und zeichnet jeden Embryo auf den seiner Größe entsprechenden Abschnitt (von 5 mm Seite) als Quadrat auf (Textfig. A), so erhält man für die Embryonen derselben Größe Parallelogramme, deren Kuppen unter sich annähernd dieselbe Kurve bilden, welche man erhalten würde, wenn man im Koordinatensystem die Längen der Embryonen als Abszissen, die Zahl der Embryonen jeder Länge als Ordinate einträgt und die gewonnenen Punkte miteinander verbindet. Die größte Genauigkeit einer solchen Kurve erzielt man, wenn man mit großem Material arbeitet, das zur selben Zeit, in derselben Höhe und demselben Standorte gesammelt wurde. Alle diese Bedingungen voll zu erfüllen, wird selten möglich sein. Man gewinnt jedoch schon bei sehr geringem Embryonenmaterial die wesentlichen Charaktere einer Embryonengruppe. Es wäre auch für einen Tierfreund kaum zu verantworten, die Existenz des Alpensalamanders einer untergeordneten, dem Experimente zugänglichen Frage zuliebe auch nur in

wenigen Standorten zu gefährden. Die Zahl der erzeugten Embryonen scheint im allgemeinen für jedes Jahr sich annähernd gleich zu bleiben, wenn auch an die Möglichkeit gedacht werden muß, daß größere Differenzen namentlich in höhern Regionen vorkommen können, wie sie z. B. im Auftreten des Maikäfers sich vorfinden. Beim Einsammeln der Weibchen spielt Zufall und scheinbar auch die Witterung eine nicht unerhebliche Rolle. Mir wäre es sonst nicht erklärlich, daß KAMMERER z. B. in Tabelle B (p. 83) Ende August in einer Höhe von 1800 m unter 117 geschlechtsreifen Weibchen 15 ohne Embryonen, 15 mit Embryonen des 1. und 2. Stadiums (die um diese Zeit nur vom laufenden Jahre stammen können) und 76 mit Embryonen des 3. Stadiums (unter denen kein einziger Embryo des laufenden Jahres sich vorfinden kann) auffand. Ich setze natürlich voraus, daß KAMMERER die Untersuchung kurze Zeit nach dem Fang unternommen hat. Wären diese Befunde wirklich jährlich konstant, so finden sich im Embryonenmaterial des 3. Stadiums nicht 2, wie in dem von mir beobachteten Falle, sondern 3, 4 und mehr Jahrgänge vor, wie es zum Teil für Salamander der höchst gelegenen Standorte zu erwarten ist.

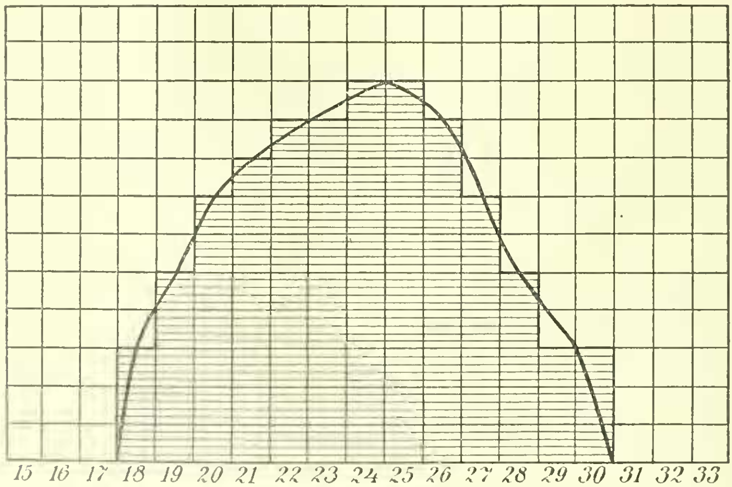


Fig. A.

Graphische Darstellung einer Gruppe von 88 Embryonen von *Salamandra atra*, deren Entwicklung im Vorjahre begonnen hatte; in der ersten Hälfte des Juni in einer Seehöhe von 900—1200 m (Galitzenklamm bei Lienz) gesammelt. Weitere Erklärungen im Texte.

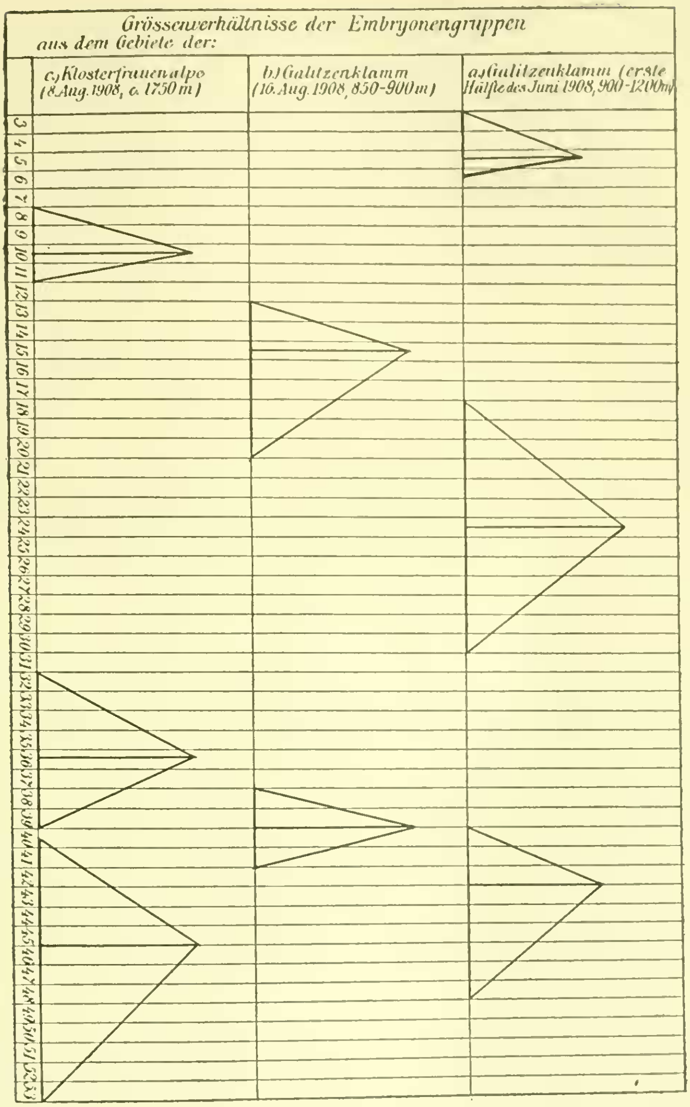


Fig. B.

Graphische Darstellung der Embryonengruppen von *Salamandra atra* im Frühjahr und Spätsommer. Die Basis der Dreiecke veranschaulicht die Größen einer Gruppe, der Fußpunkt der Höhe bezeichnet die mittlere Größe, die Höhe die relative Zahl der Embryonen einer Gruppe. Weitere Erklärungen im Texte.

In Fig. B habe ich die Größenverhältnisse ähnlich wie in Fig. A dargestellt. Die Basis des Dreiecks bezeichnet die Größen, welche die Embryonen eines Jahrgangs aufweisen, der Fußpunkt der Höhe des Dreiecks die mittlere Größe und die Höhe der einzelnen Dreiecke die relative Zahl der in einer Gruppe vorhandenen Embryonen. Die Entfernnng der basalen Ecken verschiedener Dreiecke veranschaulicht die Größendifferenz der einzelnen Embryonengruppen.

Auffällig ist in Fig. Ba die breite Basis des mittlern Dreiecks; diese rührt davon her, daß die Embryonen in einem Höhengürtel von 900—1200 m und innerhalb 14 Tagen gesammelt wurden, also während dieser Zeit zum Teil etwas wachsen konnten. Die Aufzeichnungen in Textfig. Bb u. c rühren von Material her, das an einem und demselben Tage in gleicher Höhe und am gleichen Standorte gefangen wurde.

Auch in Fig. Bc weist die durch das Dreieck dargestellte Embryonengruppe von mittlerer Größe von 45 $^1/_2$ mm eine sehr breite Basis auf. Es wäre durchaus nicht unmöglich, daß diese Gruppe zwei, wenn auch nicht vollständige Jahrgänge präsentiert.

7.

Es ist der Nachwuchs von *Salamandra atra* noch viel geringer als bisher angenommen wurde; um so auffallender ist es, daß trotz der trägen Fortpflanzung der Alpensalamander stellenweise in ungeheurer Anzahl vorkommt. Es dürfte dies einerseits auf Rechnung des Umstandes kommen, daß der vielleicht langlebige Molch bereits vollkommen ausgebildete Junge zur Welt bringt, andrerseits dem Besitze eines namentlich für Warmblüter äußerst wirksamen Giftes, dem von Netolitzky (1903) aufgefundenen und beschriebenen Salamanatrin, zuzuschreiben sein. Dieser Giftstoff scheint die in höhern Regionen seltnen Feinde vollends von ihm abzuhalten.

8.

Den Ausdruck „Embryonalei“ gebrauche ich in jenen Fällen, in welchen innerhalb der Gallerthülle nur ein Embryo sich vorfindet und ein Mißverständnis ausgeschlossen erscheint, ohne Berücksichtigung der sekundären Hüllen. Es steht also der Ausdruck sowohl im Sinne von „Ei mit Hüllen“ (wie der Ausdruck „Ei“ bei Sauropsiden verwendet wird), als auch im Sinne von „Ei ohne Hüllen“ (also als Analogon des „Dotters“ im Sauropsidenei).

Wenn 2 Embryonen vorhanden sind, wende ich den Aus-

druck Embryonalei nur im übertragenen Sinne, also für „Eihülle samt deren Inhalt“ an, und gebrauche für Ei im engern Sinne die Ausdrücke „Eichen, Dotterkugel, Embryo“.

Der von der Gallerthülle umschlossene Hohlraum wird um so größer, je mehr das Ei in der Entwicklung fortschreitet. Aus der im Hohlraum vorhandenen Flüssigkeit scheidet sich bei Verwendung gewisser Fixierungsgemische, z. B. Sublimatlösungen, ein trüber Niederschlag aus (offenbar gefälltes Eiweiß), der um so reichlicher ist, je weiter der Embryo entwickelt ist.

9.

Der Beginn der Fortpflanzungszeit ist selbstverständlich nicht bloß von der Höhenlage der Standorte, sondern noch von andern Verhältnissen des Klimas und der Lage abhängig. Im Vomperloch z. B. fand ich in einer Höhe von etwa 1400—1500 m noch anfangs Juli keine Embryonen des 1. Stadiums vor. Allerdings habe ich von den 50 auf der Bauchseite gelb gefärbten Weibchen nur einen kleinen Teil untersucht, weil ich unter wohl einem Dutzend Weibchen nur Embryonen im 2. Entwicklungsstadium angetroffen hatte, also ein weiteres Hinschlachten für zwecklos halten mußte.

10.

Auf das Überwiegen der Männchen, die alljährlich paarungslustig zu sein scheinen, und auf die Tatsache, daß alljährlich höchstens ein Drittel der Weibchen trächtig wird, mag es zurückzuführen sein, daß, wie ich finde, die „Pärchen“, welche die bekannten „Liebesspiele“ aufführen, meistens aus 2 Männchen bestehen.

Mir scheint es äußerst unwahrscheinlich, daß die Spermatozoen in den Siebold'schen Schläuchen länger, als ein Entwicklungszyklus währt, also über 3 Jahre lebend bleiben sollten; es ist wohl kaum denkbar, daß im Freien eine Begattung zur Befruchtung der Eier mehrerer Ovulationsperioden ausreicht, wenn dies auch für gefangen gehaltene Salamander nachgewiesen zu sein scheint.

11.

Salamandra maculosa fand ich in erheblicher Anzahl in Südtirol noch in einer Höhe von 1600 m (Sarntal: oberhalb Reinswald und am Agratsberg). In den Weibchen fanden sich aber die Embryonen viel zahlreicher, als aus Kammerer's Angaben zu erwarten wäre. Ich will damit die Richtigkeit seiner Angaben nicht bezweifeln,

sondern nur auf die Notwendigkeit hinweisen, die Untersuchungen über die Abnahme der Embryonenzahl bei *Salamandra maculosa* mit steigender Höhe an Salamandern einer und derselben Gegend vorzunehmen, da der gefleckte Erdmolch voraussichtlich bezüglich der Zahl der Embryonen lokale Verschiedenheiten aufweisen wird.

Es wäre daran zu denken, daß *Salamandra maculosa* in so hoch gelegenen Standorten trotz seiner nahezu einjährigen Trächtigkeit zu einem zweijährigen Entwicklungszyklus gezwungen ist. Es wäre dies um so näher liegend, als GRÖNROOS (1895) von seinen in mäßiger Höhe gefangenen Salamandern angibt, „daß ein großer Teil der Weibchen überhaupt nicht alljährlich trägt" (p. 156); allerdings trifft dies für die von KAMMERER beobachteten Weibchen nicht zu, da in der Tabelle A (p. 83) die Zahl geschlechtsreifer Weibchen nahezu mit der trächtiger Weibchen übereinstimmt.

Zusammenfassung.

Der Uterus von *Salamandra atra* bildet sich erst während des Fortschreitens der Entwicklung des Embryonaleies dadurch aus einem Teile des schlauchförmigen Oviducts aus, daß mit Muskelkraft die zahlreichen Embryotropheier gegen den caudalen Abschnitt gedrängt werden und diesen ausweiten. Ganz junge Furchungsstadien trifft man nie in einem schon ausgebildeten Uterus an.

Der Alpensalamander ist an eine Fortpflanzungszeit gebunden, die in einer Seehöhe von etwa 1000 m anfangs Juni beginnt und Ende Juni endet. Mit steigender Höhe des Standortes verspätet sich der Beginn der Fortpflanzung, so daß *Salamandra atra* in der Alpenregion bei ca. 1700 m Seehöhe erst Ende Juni oder anfangs Juli zur Fortpflanzung schreitet. Ungefähr in der Mitte der Fortpflanzungszeit findet die größte Embryonenproduktion statt. Werden die Zahlen der gefundenen Embryonen einer Länge als Ordinate, die Längen selbst als Abscissen ins Koordinatensystem eingetragen, so fällt der Kulminationspunkt der aus der Verbindung der erhaltenen Punkte hervorgegangenen Kurve annähernd mit der mittlern Größe der Embryonengruppe zusammen.

Im Freien durchlaufen in der mittlern Montanregion die Embryonen von *Salamandra atra* in 6—7 Wochen das 1. SCHWALBE'sche Entwicklungsstadium. Gegen Ende des ersten Jahres erreichen sie

etwa die Mitte des 2. Entwicklungsstadiums, das sie etwa im Juni oder anfangs Juli des 2. Jahres vollenden. Die Geburt erfolgt erst im Frühjahre und Sommer des 3. Jahres.

In tiefer gelegenen Standorten erfolgt die Geburt der Embryonen ausnahmsweise vielleicht schon im Spätsommer des zweiten Jahres der Trächtigkeit. In der Alpenregion werden die in einem und demselben Jahre erzeugten Embryonen mindestens teilweise erst im Laufe des vierten Trächtigkeitsjahres geboren. Der Alpensalamander besitzt somit wenigstens in seinen höhern Standorten eine Trächtigkeitsdauer, wie sie von keinem einzigen bekannten Tiere erreicht wird.

Die Zeit von der erfolgten Geburt bis zur neuerlichen Ablösung der Eier beträgt in der Montanregion annäherd 1 Jahr. *Salamandra atra* vollendet somit in der Montanregion den Entwicklungszyklus in der Regel in 3 Jahren, so daß ungefähr ein Drittel der vorhandenen Weibchen jährlich zur Fortpflanzung schreitet.

An Anomalien, welche die Fortpflanzung betreffen und bisher noch nicht beschrieben wurden, habe ich folgende beobachtet:

A. Anomalien der Ovarien. 1. Cystöse Bildungen im Ovarium, die sich zur Zeit der Ovulation ablösen können, so daß bläschenartige Gebilde mitunter sowohl in der Bauchhöhle als auch im Oviduct angetroffen werden. 2. Derartig ungleichzeitiges Heranreifen beider Ovarien, daß der Eintritt der Ovulationsperiode in beiden Ovarien in verschiedenen Jahren zu erwarten ist.

B. Anomalien des Uterusinhaltes. Dadurch, daß entweder gänzlich oder teilweise der Eintritt der Eier in einen der beiden Oviducte unterbleibt, bilden sich Anomalien des Uterusinhaltes aus; bei der einen findet sich ein Uterus ohne Dottermasse und ohne Embryo neben einem embryohaltigen mit dem doppelten Dottermaterial versehenen Eisäckchen vor; bei der andern Anomalie ist ein auffälliger Unterschied im Dottermaterial beider Uteri vorhanden; letztere Anomalie dürfte einen auffälligen Unterschied in der Größe der ausgebildeten Embryonen im Gefolge haben.

Im Embryonalei finden sich mitunter 2 Embryonen vor. Dieses gelegentliche Vorkommen von eineiigen Zwillingen läßt den Schluß zu, daß das Vorkommen von 2 ältern Embryonen in einem Uterus auf diese Anomalie zurückzuführen ist.

Betreffs bereits bekannter Anomalien wurden folgende von den Angaben der Autoren meist abweichende Resultate erzielt:

Größendifferenzen bei Embryonen älterer Stadien, in deren Gefolge ungleichzeitige Geburt der Embryonen stattfindet, bilden sich erst im Laufe der Entwicklung gleichalter Embryonen aus; abgestorbene Embryonaleier werden nie durch Embryotropheier ersetzt.

Mißgebildete Embryonen, mögen sie nun einzeln oder neben einem normalen Embryo in einem Uterus sich vorfinden, gehen stets aus Embryonaleiern [7] hervor.

Das Embryonalei zeichnet sich, abgesehen von seiner Fähigkeit, Embryonen aus sich hervorgehen zu lassen, vor den Embryotropheiern durch den Besitz einer starken, weiten Gallerthülle aus; die Embryotropheier sind zum geringsten Teil von einer zarten Gallerthülle umgeben, größtenteils erscheinen sie nackt.

Eine selbst nur teilweise Entwicklung der Embryotropheier findet nicht statt.

Der Unterschied zwischen Embryonalei und Embryotropheiern ist nicht im Ei vorgebildet, sondern durch die eigentümlichen Verhältnisse im Uterus bedingt.

Die Befruchtung erfolgt im caudalen Abschnitte des Oviducts.

Die Hauptursache des Zerfalles der Embryotropheier ist eine mechanische, hauptsächlich durch die Bewegungen des ausgeschlüpften Embryos bedingte.

Die Gründe, welche für die Abstammung des Alpensalamanders von *Salamandra maculosa* oder einer nach Art des gefleckten Erdsalamanders lebendiggebärenden Urform vorgebracht wurden, sind zum Teil unrichtig (die Angaben, daß auch die Embryotropheier befruchtet werden und sich bis zu einem gewissen Grade entwickeln, und die Behauptung, daß beide Species annähernd die gleiche Anzahl von Eiern besitzen), zum Teil ohne Beweiskraft (Vorhandensein mächtig entwickelter Kiemen bei *Salamandra atra*, das Anwachsen des Volumverhältnisses beider Species zwischen Embryo und Mutter-

tier und die gleichzeitige Verminderung der Embryonen bei *Salamandra maculosa* mit zunehmender Höhe der Standorte).

Es wurden hingegen Beobachtungen gemacht, welche den Alpensalamander eher als einen direkten Abkömmling einer eierlegenden Urodelenform mit innerer Befruchtung erscheinen lassen.

Nachwort.

Da ich nach Abschluß vorliegender Abhandlung noch Gelegenheit hatte, neuerdings an Alpensalamandern Beobachtungen anzustellen, möchte ich diese, soweit sie für die vorliegende Abhandlung bedeutungsvoll sind, nachtragen und noch auf einige Literaturangaben hinweisen.

Die ersten Embryonalstadien, durchwegs in Furchung begriffen, fand ich im laufenden Jahre am 28. Mai vor. In den tiefsten Standorten dürfte also wenigstens in der hiesigen Gegend der Beginn der Fortpflanzungszeit in die letzte Woche des Mai zu setzen sein. Eine Woche später waren neben in Furchung begriffenen Keimen auch solche bis zur vollendeten Gastrula anzutreffen. Mitte Juni hatte ich noch keine Embryonen mit geschlossenem Medullarrohr aufgefunden. Offenbar ist diese auffällige Entwicklungsverzögerung der kalten Witterung, welche nahezu die ganze erste Hälfte des Juni andauerte, zuzuschreiben. Die heurigen Befunde an Embryonen, welche vom letzten und vorletzten Jahre stammten, decken sich nahezu vollkommen mit den im Vorjahre erzielten Ergebnissen.

Sowohl in den 13 von mir beobachteten Eischläuchen, welche noch keinen Uterus ausgebildet zeigten, sondern von reihenweise gestellten Eiern erfüllt waren, als auch in den 20 Oviducten, an denen der Uterus bereits mehr oder weniger in Ausbildung begriffen war, fand ich durchwegs das Embryonalei als erstes vor; in den 82 beobachteten ausgebildeten Uteri mit noch ganz jungen Embryonalstadien fand sich das Embryonalei in 73 % der Fälle an erster, in 27 % derselben an einer andern Stelle des Eisäckchens vor. Es erscheint somit die Lage des Embryonaleies am caudalen Ende des

Eischlauches und des Uterus als der primäre Zustand; das an erster Stelle liegende Embryonalei wird erst durch sekundäre Verschiebungen, welche meist zu einer Zeit einsetzen, in welcher der Embryo in der Entwicklung bereits vorgeschritten ist, aus seiner bevorzugten Stellung verdrängt. Je weiter der Embryo entwickelt ist, um so häufiger trifft man Lageveränderungen an, so daß, wie mir vom Vorjahre erinnerlich ist, bereits in die Länge gewachsene Embryonen selten am caudalen Ende des Uterus angetroffen werden.

Bezüglich des Eintritts der Eier in den Oviduct habe ich im heurigen Jahre ein noch jüngeres Stadium als in frühern Jahren angetroffen. In einer Entfernung von $1^1/_2$—2 cm vom caudalen Ende des Eischlauches fand ich nämlich jederseits ein einzelnes, von einer starken Hülle umgebenes Ei. Der Oviduct war nur an der Stelle, wo das Ei sich vorfand, erweitert, im übrigen aber ganz vom Aussehen, wie man ihn bei Weibchen antrifft, welche große Eierstöcke besitzen: es schloß sich an das caudale dicke Ende, das die Siebold-schen Schläuche trägt, der ganz dünne, sehr lange Eischlauch an. In der Bauchhöhle waren nur sehr wenige Eier, die meisten befanden sich noch in den Ovarien. Aus diesem Befunde ergibt sich, daß die Bildungsstätte der Gallerthülle nicht ein eng beschränkter Bezirk (etwa das caudale Ende) des Eischlauches ist, sondern wenigstens einen größern Abschnitt desselben darstellt; ferner daß das „erste Gelege“ mitunter aus je einem einzigen Ei besteht. In Einklang damit steht die Tatsache, daß mitunter ausgebildete Uteri angetroffen werden, deren sämtliche Embryotropheier einer Gallerthülle vollkommen entbehren.

Die eben erörterten und die früher erwähnten Beobachtungen lassen nun einen Schluß auf die ersten Vorgänge, welche sich im Oviduct abspielen und die Befruchtung nur eines Eies erlauben, als berechtigt erscheinen: Die erste Eizelle (in seltnen Fällen sind es deren zwei) wird während ihrer Fortbewegung gegen das caudale Ende des Eischlauches von einer starken Gallerthülle umschlossen. Am caudalen Ende findet anscheinend dadurch die Befruchtung statt, daß das Embryonalei etwas in den Endabschnitt des Oviducts, der die Siebold'schen Schläuche und die Spermatozoen enthält, vorrückt, so daß der caudale Pol der Hülle dem Sperma zugänglich wird.

Eine besondere Besprechung erfordert ein von Kammerer (1908) mitgeteiltes, außerordentlich interessantes Ergebnis, daß *Salamandra atra* in der Gefangenschaft unter bestimmten Voraussetzungen mitunter bis zu 9 Embryonen zur Welt bringt, mithin die Zahl der in

einem Uterus zur Entwicklung gekommenen Eier in einem Falle wenigstens 5 betragen haben müßte. Es scheint mir nun außerordentlich wichtig, das Wesen dieses Vorganges aufzudecken. Zum Teil wird wohl die Vermehrung der Embryonenzahl voraussichtlich durch Eier, welche mehrere Eizellen enthalten, eingeleitet. Bei der schnellen Aufeinanderfolge der einzelnen Trächtigkeitsperioden gefangen gehaltener Alpensalamander wäre aber nicht bloß an eine Verkümmerung der Ovarialeier, welche die eben erwähnte Anomalie entschieden begünstigen würde, sondern auch an eine Schädigung des Oviducts zu denken, insofern wenigstens, als der Genitaltract in der Zeit, welche von der Geburt bis zum Beginn einer neuen Trächtigkeitsperiode verstreicht, jenen Zustand nicht erreichen kann, den er bei freilebenden Salamandern besitzt. Ich denke an die Möglichkeit, daß entweder die Eier in den mit den Siebold'schen Schläuchen besetzten Abschnitt vorrücken oder daß der Verschluß zwischen diesem Endabschnitt und dem Eileiter nicht vollständig ist, so daß Spermatozoen zu den im Eischlauch sich vorfindenden Eiern vordringen könnten. Die Zahl der Embryonen einer Trächtigkeitsperiode dürfte jedenfalls von der Zahl der Eier des ersten Geleges sich als abhängig erweisen.

Ferner möchte ich darauf hinweisen, daß die Ableitung des Alpensalamanders von einem eierlegenden, den Tritonen angehörenden Urodel durchaus kein gewagtes Unterfangen ist, da nach Angabe Balfour's (1881, p. 129, Anm. 1) *Triton cristatus* mitunter vivipar ist, und außerdem, wie ich an meinen zahlreichen Embryonen finde, *Salamandra atra* mit dem bisher nur bei *Triton* und Axolotl gefundenen Rusconi'schem Häkchen ausgestattet ist.

Endlich wäre noch der Viviparität des *Proteus anguinus* zu gedenken, die durch die Mitteilungen Nusbaum's (1907) und Kammerer's (1907) ihre Bestätigung gefunden hat. Zur Erklärung der Tatsache, daß *Proteus anguinus* sowohl eierlegend als auch lebend gebärend ist, möchte ich vor allem andern die Möglichkeit hervorheben, daß sich die Olme der verschiedenen Verbreitungsgebiete auch verschieden verhalten könnten, da letztere offenbar meist in sich abgeschlossen sind und nicht ein unterirdisch zusammenhängendes Ganze bilden; es wäre somit möglich, daß wir 2 extreme Varietäten des Olmes finden, eine eierlegende und eine vivipare, die allerdings durch Übergänge miteinander verbunden sein könnten.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

BALFOUR, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. B. VETTER, Vol. 2, Jena 1881.

BRAUER, A., Beiträge zur Kenntniss der Gymnophionen, in: Zool. Jahrb., Vol. 10, Anat., p. 309—370, 1897.

BREHM, A., Tierleben, 3. Aufl., Leipzig u. Wien, 1890—1893.

v. CHAUVIN, M., Ueber das Anpassungsvermögen der Larven von Salamandra atra, in: Z. wiss. Zool., Vol. 29, p. 334—351, 1879.

—, Die Art der Fortpflanzung des Proteus anguineus, ibid., Vol. 38, p. 671—685, 1883.

CZERMAK, J. J., Beiträge zur Anatomie und Physiologie des schwarzen Salamanders, in: Medic. Jahrb. österr. Staat., Vol. 45 (N. F. Vol. 36), p. 1—13, 1843.

DEHNER, H., Ueber die sogenannte parthenogenetische Furchung des Froscheies, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), Vol. 26, p. 1—18, 1892.

FATIO, V., Faune des vertébrés de la Suisse. La salamandre noire, Vol. 3, p. 498—508 und Suppl. 2, p. 9—11, 1872.

GREDLER, V., Fauna der Kriechthiere und Lurche Tirols, in: 22. Programm Gymnasium Bozen, p. 1—43, 1872.

GRÖNROOS, H., Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders (Salamandra maculosa LAUR.). I. Fortpflanzung, Ovarialei, Furchung, Blastula, in: Anat. Hefte, Abt. 1, Vol. 6, p. 153—247, 1895.

KAMMERER, P., Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa, S. A., Leipzig 1903, und in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 17, p. 165—264, 1904.

—, Die Fortpflanzung des Grottenolms Proteus anguinus, in: Verh. zool. bot. Ges. Wien, Vol. 57, p. 27—32, 1907.

—, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. und II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 25, p. 7—51, 1908.

KAYSER, E., Lehrbuch der Geologie. 2. Teil: Geologische Formationskunde, 2. Aufl., Stuttgart 1902.

LEYDIG, FR., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.

NETOLITZKY, FR., Untersuchungen über den giftigen Bestandteil des Alpensalamanders, Salamandra atra LAUR., in: Arch. exper. Pathol. Pharmakol., Vol. 51, p. 118—129, 1904.

NUSBAUM, J., Ein Fall einer Viviparität beim Proteus anguinus, in: Biol. Ctrbl., Vol. 27, p. 370—375, 1907.

SCHREIBER, E., Herpetologia europaea, Braunschweig 1875.

v. SCHREIBERS, C., Ueber die Entwicklung der beiden Arten von Erdsalamandern (Salamandra atra und maculosa), in: Naturw. Anz. allg. Schweiz. Ges. ges. Naturw., Jg. 2, p. 54, Aarau 1819.

—, Ueber die specifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erd-Salamanders oder Molches und der höchst merkwürdigen, ganz eigenthümlichen Fortpflanzungsweise des letzteren, in: Isis (OKEN), p. 527—533, 1833.

SCHWALBE, G., Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra und maculosa, in: Ztschr. Biol., Vol. 34 (N. F., Vol. 16), p. 340 bis 396, 1896.

v. SIEBOLD, C. TH., Ueber das Receptaculum der weiblichen Urodelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 9, p. 463—484, 1858.

SPENGEL, J. W., Lebendiggebärende Frösche, in: Zool. Anz., Vol. 29, p. 801—802, 1906.

TORNIER, G., Pseudophryne vivipara n. sp., ein lebendig gebärender Frosch, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, p. 855—857, 1905.

WIEDERSHEIM, R., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 36, p. 469—482, 1890.